ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 85
7
ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

Учредители:

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

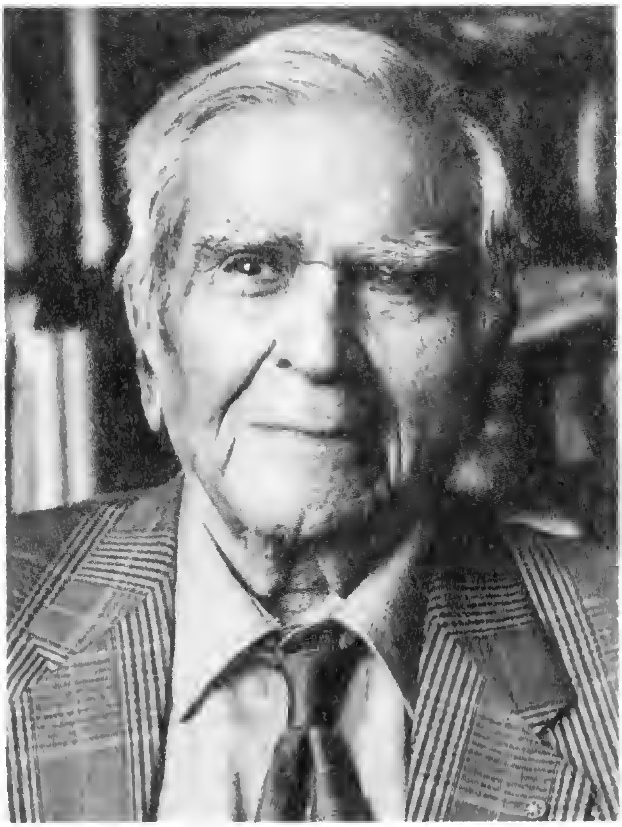


Фото М. С. Снигиревской.
Март, 2000.

Ботаники России сердечно приветствуют Армена Леоновича Тахтаджяна, почетного президента Русского ботанического общества, и поздравляют его с 90-летием со дня рождения и 70-летием научной и педагогической деятельности. Армену Леоновичу посвящаются 6 и 7 номера Ботанического журнала за 2000 год. Авторы публикуемых статей, а также многочисленные друзья, коллеги и ученики Армена Леоновича из стран ближнего и дальнего зарубежья желают Армену Леоновичу бодрости и здоровья.

УДК 58.007

© С. Г. Жилин

БОТАНИЧЕСКИЕ ШКОЛЫ АКАДЕМИКА А. Л. ТАХТАДЖЯНА

S. G. ZHILIN. BOTANICAL SCIENTIFIC SCHOOLS OF ACADEMICIAN A. L. TAKHTAJAN

В течение 70 лет своей научной деятельности А. Л. Тахтаджян (род. в 1910 г.) оказал заметное влияние на развитие ботаники вначале только в Армении, а впоследствии и во всем мире. «Ботанические школы» — это не обязательно создание «научных школ ботаников» в форме неких групп ученых. Это влияние на формирование научного способа мышления и на конкретные действия в отношении методики работы. Способы влияний различны. Результаты научной деятельности Тахтаджяна проявились как в возникновении научных школ (например, ереванской школы систематиков высших растений и флористов, ереванской филогенетической школы анатомов растений, петербургской школы палеоботаников), так и в распространении преимущественно филогенетического направления в ботанических исследованиях.

Ключевые слова: таксономия, филогения, анатомия, биосистематика, фитогеография, палинология, палеоботаника.

Армен Леонович Тахтаджян, великий ботаник XX столетия, сыграл большую роль в развитии и становлении ряда отраслей науки о растениях в Армении и России. Его постоянной заботой является стремление снабдить данную отрасль науки новейшими фактами, новыми сопоставлениями и новыми методическими подходами. Он считает, что подлинный ученый, настоящий исследователь не имеет права останавливаться в своей работе на достигнутом. Сам А. Л. и ныне, несмотря на весьма солидный возраст, продолжает вести интенсивную научную работу, причем в теоретическом отношении, пожалуй, с еще большим успехом, чем в молодые годы. Он все более расширяет исследования в области системы высших растений, особенно системы цветковых растений, выявляя связи между таксонами в разных ветвях своих систем, уточняя эти связи, а также степень родства таксонов друг с другом. Его исследования системного цикла распространились также на систему организмов, систему фитохорионов, систему морфологических понятий, на системные исследования в широком и одновременно узком смысле. Увлечение студенческого времени тектологией А. А. Богданова недавно завершилось небольшой монографией на эту тему (Тахтаджян, 1998).

А. Л., приобщившийся к ботанической науке в весьма юном возрасте, очень рано начал учить и воспитывать других: в 28 лет он уже был заведующим кафедрой морфологии и систематики растений Ереванского университета. Сам пройдя хорошую ботаническую школу (его учителями были, начиная со школьной, затем студенческой скамьи, известные ботаники А. К. Макашвили, Н. А. Троицкий, Д. И. Сосновский), он начал создавать вокруг себя штат молодых помощников. Интересы А. Л. с самого начала его научных занятий были весьма широки, поэтому само собой получилось так, что он стимулировал создание не одной, а целого ряда ботанических научных школ в Ереване, а потом и в Ленинграде (С.-Петербурге).

Детство и юность ученого

Происхождение исследователя, настрой в его семье, природа местности и вся атмосфера, в которой прошли его детские и отроческие годы, очень важны для формирования духовной личности ученого, для направления его устремлений. Еще прежде своих ученых занятий, начиная с детских и школьных лет, Армен Леонович Тахтаджян прошел хорошую биологическую подготовку, прежде всего благодаря своему отцу. Ведь его отец, Леон Меликсанович Тахтаджян, получил солидное биологическое (агрономическое) образование в Германии. Широко образованным человеком был и дед Армена Леоновича, Меликсан Петрович Тахтаджян, родом из Трапезунда (ныне Трабзон, Турция), по профессии журналист, он учился в Академии мхитаристов на о-ве Св. Лазаря близ Венеции, а умер в 1930-х гг. в Париже. Тахтаджяны были типичной для Российской империи интеллигентной армянской семьей, соединявшей в себе одновременно интернациональность интересов и сознание драгоценности национальных корней, национального духа. А именно интеллигентность является необходимой основой для формирования в молодом человеке стремления к познанию окружающего мира и к его истолкованию.

Леон Меликсанович был уроженцем Батума (с 1936 г. — Батуми). Он происходил из католической армянской семьи (отсюда его латинское по форме имя — Леон, а не Левон). По окончании Батумской гимназии Леон Меликсанович поступил в Лейпцигский университет. В 1906 г. он закончил Сельскохозяйственный институт Лейпцигского университета, получив квалификацию агронома. И еще более двух лет провел как стажер на фермах в Великобритании, Франции и Швейцарии, завершая знакомство с европейским овцеводством. В Лондоне он специально изучал английский язык. Вообще Леон Меликсанович безупречно знал главные европейские языки — немецкий, английский и французский. И дело тут, конечно, не только в том, что он имел возможность изучать их в местах проживания носителей этих языков. Леон Меликсанович несомненно имел способность к познанию языков: помимо владения литературными армянским и русским языками он также свободно говорил с детства по-грузински (его мать была грузинка) и по-азербайджански (в период проживания в Нахичевани Л. М. даже преподавал на азербайджанском языке в сельскохозяйственном техникуме). А в конце своей жизни в Ереване работал заведующим кафедрой иностранных языков. Несомненно, что Армен Леонович унаследовал от своего отца способности к языкам.

В 1908 г. 24-летний Леон Меликсанович, видимо рассчитывая применить свои познания в овцеводстве в таком благоприятном районе, как Карабах (= Арцах, ср. греч. Orchistene в кн.: Нагорный Карабах, 1988 : 7—9), приехал в Шушу. Надо сказать, что Шуша (ныне — Шуши) начиная с середины XIX в. была чрезвычайно привлекательным местом Закавказья. Этот небольшой город, возникший как сильная крепость в середине XVIII в. («кавказские Фермопилы»), вскоре стал вторым по значению после Тифлиса (с 1936 г. — Тбилиси) торговым центром Закавказья, а к последней четверти XIX в. был уже городом с хорошо развитой музыкальной культурой, в котором быстро возникали типографии, газеты, театры. Хотя Шуша в Карабахе являлась прежде всего центром овцеводства, коневодства и ковроткачества, сам город был поселением вполне европейского типа: с высокими каменными домами и мощеными камнем улицами, по свидетельству художника В. В. Верещагина (1870 : 260). Население Шуши (а особенно всего сельского Карабаха) было преимущественно армянским. К середине XIX в. Шуша стала многонациональным городом: газеты выходили на 4 языках, в театрах давались представления как на местных (армянском, грузинском и турецком) и русском языках, так и на французском. Шуша была в середине—конце XIX в. своего рода музыкальным центром Закавказья («кавказская консерватория», как говорили в то время). Мягкий климат, обилие целебных минеральных источников типа нарзана (действующих до сих пор), в частности в самой верхней части Шушинской горы, над городом, прекрасные ландшафты Карабаха привлекали в Шушу особенно в летние месяцы многочисленных посетителей из России и даже из Западной Европы, что сделало Шушу подобием модного курорта. И ныне на одной из центральных улиц очень сильно разрушенного (второй раз в XX в.) города автору почудился остаток прежнего бульвара, наполненного разряженной толпой... Ведь Шушу называли в те времена «маленьким Парижем». Интересно, что в Шуше (или в соседних уездах) одновременно с семьей Леона

Охота в окрестностях Шуши (Карабах) около 1911 г. Справа Леон Меликсанович Тахтаджян (отец А. Л. Тахтаджяна), слева Алексей Алексеевич Колаковский (отец А. А. Колаковского).

Меликсановича Тахтаджяна жили семьи, из которых вышли еще несколько видных кавказских ботаников — А. А. Колаковский, Г. Д. Ярошенко, П. Д. Ярошенко и А. А. Яценко-Хмелевский. По-видимому, нечто творческое содержалось тогда в самой природе Карабаха и в людях, его населявших. Ведь помимо ботаников из Карабаха вышло немало известных певцов, музыкантов, полководцев и других выдающихся деятелей. Например, в Шуше родился 4 июня 1906 г. крупный ученый-химик, академик И. Л. Кнунянц (скончался в 1990 г.).

Леон Меликсанович вначале не нашел в Шуше работы по основной своей специальности и до 1915 г. преподавал немецкий язык в реальном училище и в армянской семинарии. В 1909 г. Леон Меликсанович женился на уроженке Шуши Герселии Сергеевне Газарбекян (из семьи знаменитых Лазаревых). 28 мая (10 июня) 1910 г. у них родился сын, названный Арменом. В 1915—1919 гг., оставаясь в Шуше, Леон Меликсанович был земским агрономом Джеванширского (соседнего с Шушинским) уезда Елисаветпольской губернии. Но в 1918 г. Леон Меликсанович, почувствовав увеличивавшийся накал антиармянских настроений, перевез свою семью на север Армении, в Джелал-Оглы (с 1924 г. — Степанаван).[1]

Определять растения Армен Леонович научился еще в школьные годы. В тифлисской школе («Единая трудовая 42-я школа», или «Манташевское коммерческое училище», в недавнем еще тогда прошлом, — см.: Яценко-Хмелевский, 1995 : 111—112), где он учился,[2] ботанику преподавал известный знаток культурных растений Александр Константинович Макаев (позднее — Макашвили), работавший также в

---

[1] Антиармянские настроения были связаны с агрессивными устремлениями лидеров партии мусават, декларировавших общетюркские националистические идеи. Они ставили целью захват ряда исторических областей Армении, в том числе Нагорного Карабаха. После наступления турецкой армии в марте 1920 г. Шуша была захвачена и практически вся разрушена. Погибло около 30 000 армян и как результат их сопротивления значительное число тюрок (Шагинян, 1927 а, б). Это была последняя в начале XX в. вспышка геноцида армян.

[2] А. Л. вспоминает сейчас, что в этой школе сохранялись еще дореволюционные традиции, в частности ученики называли друг друга «на вы».

— Замечали, — добавил А. Л., имея в виду уже ленинградские ситуации, — что с Яценко-Хмелевским мы были «на вы», а с Андреем Федоровым — «на ты». Это из-за того, что с Яценко-Хмелевским вместе учились в тифлисской школе!

А. Л. Тахтаджян (слева в среднем ряду) и проф. А. П. Ильинский (в центре в среднем ряду) среди развалин средневекового храма Звартноц (Армения). 1939 г.

Тифлисском университете (с 1923 г. — ассистент, затем доцент, профессор), где его специализацией было общее земледелие. А. К. Макаеву[3] и принадлежит главная заслуга в привлечении юного Армена к ботанике. Но невозможно не учитывать в этом отношении детское и отроческое знакомство А. Л. с животным и растительным миром Кавказа (например, он в школьные годы видел редчайшее явление — цветение ряски, не всякий ботаник может похвастаться таким наблюдением), которое легко осуществлялось благодаря путешествиям вместе с отцом. Леон Меликсанович, очень любивший охотиться, часто брал с собой сына (это было уже в Северной Армении — в Джелал-Оглы).

Любопытно, что Альфред Алексеевич Колаковский, который был на 2 года старше А. Л., жил с ним настолько рядом в Шуше (Мегринская ул., дом 8), что мальчики могли бросать друг другу патроны для монтекристо с балкона на балкон. Это воспоминание вспыхнуло у А. Л. Тахтаджяна внезапно, после рассказа автора этой статьи о посещении им в 1998 г. Шуши и о неудачной попытке отыскать среди развалин Мегринскую улицу. Шуша еще раз (после 1920 г.) в XX в. была сильно разрушена, на этот раз — «в процессе отечественной освободительной войны Нагорного Карабаха», как выражается знаменитый армянский журналист Зорий Балаян (1995). Эта война была спровоцирована новой вспышкой армянского геноцида в конце 1980-х гг.

Ботаническое образование

Окончив среднюю школу в Тифлисе, А. Л. сначала, в 1928 г., становится вольнослушателем биологического факультета Ленинградского университета, где посещает лекции по морфологии растений академика В. Л. Комарова. А в 1929 г. поступает на биологический факультет Эриваньского университета, где ботанику преподавал известный систематик и флорист Н. А. Троицкий. После почти двухлетнего пребывания в Эривани (с 1936 г. — Ереван), в 1930 г., А. Л. возвратился в

---

[3] Среди его научных трудов можно упомянуть, например, уникальный ботанический словарь названий растений на грузинском, русском и латинском языках (Макашвили, 1961).

Тифлис, где поступил во Всесоюзный институт субтропических культур (ВИСК). Ботанические курсы в этом недолго существовавшем высшем учебном заведении (который несколько раз менял свое название, — см.: Яценко-Хмелевский, 1995 : 111) читал прекрасный знаток флоры Кавказа профессор Д. И. Сосновский (впоследствии академик АН ГССР). Под руководством Сосновского А. Л. выполняет свои первые работы по систематике высших растений, по растительности и экологии. Он стал одним из самых любимых учеников Сосновского. А. Л. ощущал его поддержку и впоследствии, в годы самостоятельной работы в Армении. По окончании курса в ВИСК (1932 г.) А. Л. недолгое время работает лаборантом Сухумского субтропического отделения Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур (руководимого Н. И. Вавиловым). Вскоре он получил приглашение в Эривань на должность научного сотрудника Естественно-исторического музея Армении. Работая в гербарии этого хорошо организованного учреждения, А. Л. много путешествовал по Армении, собирая растения, и ежегодно ездил в Ленинград для исследовательской работы. Общение в Ленинграде с такими известными ботаниками, как Н. А. Буш, И. М. Крашенинников, А. П. Ильинский и др., а также с И. В. Палибиным и очень активными молодыми палеоботаниками К. К. Шапаренко и А. В. Ярмоленко, способствовало оформлению научных взглядов и устремлений Тахтаджяна.

Живой и ранний интерес к ботанике привел к тому, что А. Л. уже в первые годы работы быстро становится известным в ботаническом мире знатоком закавказской флоры. Поэтому неудивительно, что в качестве наилучшего гида по долине Аракса Сосновский рекомендовал Н. И. Вавилову именно А. Л. Тахтаджяна, в тот момент (лето 1935 г.) сотрудника гербария Биологического института Армянского филиала Академии наук СССР. А деловое знакомство с Вавиловым стало чрезвычайно важным для становления А. Л. в качестве филогенетика и эволюциониста.

Филогения растений — раннее увлечение Тахтаджяна

Филогения растений стала увлечением А. Л. еще в студенческие годы. Он рано почувствовал кризис в филогении высших растений и в «макросистематике» («Higher Systematics», по L. Croizat). Особенно ясно ощущалось устаревание системы А. Энглера. Поэтому работы Б. М. Козо-Полянского и 2 тома J. Hutchinson явились для А. Л. — еще в студенческое время — побудительным началом для зарождения собственных филогенетических построений. «Армен, — говорил профессор Сосновский, — спит с „Families of flowering plants" Хатчинсона под подушкой» (Яценко-Хмелевский, 1995 : 112). Лишь позднее, уже в Ереване, А. Л. изучил труды Ch. Bessey и H. Hallier, которые были как бы первоисточниками новых идей для J. Hutchinson. Кроме того, А. Л. также принял к сведению малоизвестную, особенно за рубежом, систему, разработанную в 1916 г. в Петрограде профессором Х. Я. Гоби. Вообще большая литературная подготовка позволила А. Л. наметить начальный принцип своей будущей системы — рассмотрение типов плацентации семязачатков (Тахтаджян, 1942). С этой работы началось построение «системы цветковых Тахтаджяна». В дальнейшем А. Л., модернизируя систему цветковых, подвергал все более тщательному рассмотрению все возможные структуры, тем самым увеличивая число рассматриваемых признаков, пока система не стала вполне «синтетической».

Работу над филогенией высших растений А. Л. ведет непрерывно с начала 1930-х гг. И уже с 1950 г. она имеет большое значение для систематиков (таксономистов) не только СССР, но и всего мира. Основная «претензия» к его системе, которая порой высказывается некоторыми таксономистами, сводится лишь к тому, что А. Л. постоянно что-то меняет в конструкции своей системы цветковых. При этом упускается из виду, что этот якобы изъян является признаком неослабного внимания А. Л. к своему исследованию и непрерывной работы автора над системой в течение уже почти 70 лет! Неудобство «живой», постоянно видоизменяемой системы сказывается лишь в одном случае: если такая система принята для расположения растений в конкретном гербарии. Мне пока известен лишь один такой гербарий в Институте ботаники Национальной Академии наук Армении (Ереван).

Система цветковых Тахтаджяна принята Британской энциклопедией (с ее 15-го издания), Большой Советской Энциклопедией (в 3-м издании). Она также использована многими ботаническими справочниками и учебниками, например английским («Анатомия двудольных» C. Metcalfe и L. Chalk), немецким («Учебник ботаники для высшей школы» E. Strasburger, с 30-го издания, 1971 г.). Последнее особенно примечательно: система Тахтаджяна принята теперь в учебнике Strasburger. А этот учебник, многократно переиздававшийся после смерти автора, долгие годы проповедовал систему Энглера. Эта форма признания, пожалуй, наиболее убедительна.

Тахтаджян с самой ранней поры своего увлечения филогенией не ограничивался изучением филогенетической литературы. По природе своей он не только исследователь, но и организатор. Поэтому одновременно с личной исследовательской деятельностью А. Л. начал создавать группы исследователей-систематиков растений классического профиля. Это прежде всего полевые и гербарные работники. Это палинологи морфолого-таксономического направления, анатомы древесины (ксилотомисты), специалисты по кутикулярному (устьичному) анализу (позднее он даст новый термин для обозначения этой отрасли ботаники — стоматография, — см.: Баранова, 1968), специалисты по изучению спермодермы, в сущности, карпологи.

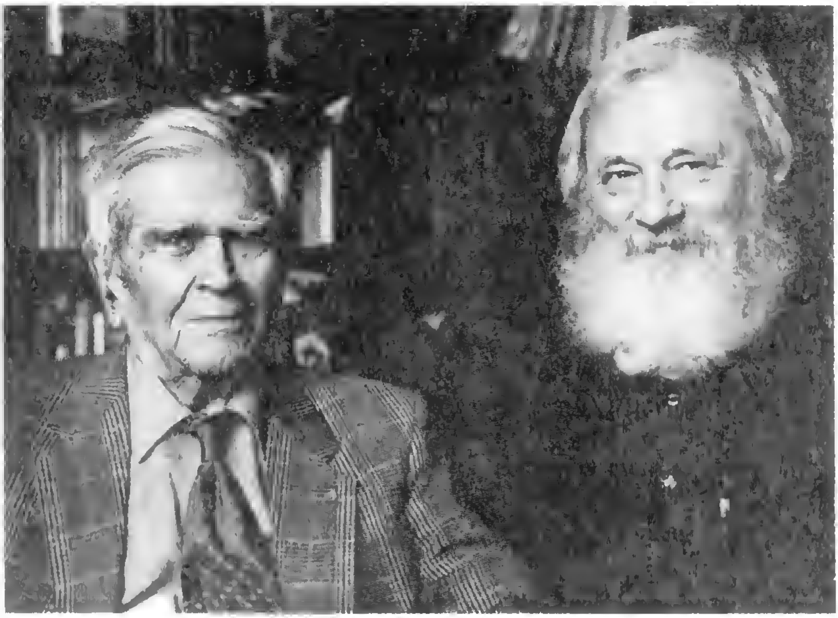
«„Филогения в Ереване" (1944—1954)»

Под таким названием опубликованы воспоминания Яценко-Хмелевского (1995), в которых весьма живо описана совершенно неординарная ситуация, способствовавшая развитию филогенетических исследований в Ереване. Важно сразу указать на изменение парадигмы в ботанической филогении: энглерианская уступила место тахтаджяновской (Жилин, 1995 : 109). Конечно, филогенетический подход к систематике (как идея) отнюдь не был в то время новинкой; кроме ученых, упомянутых в связи со студенческим интересом А. Л. к работам Bessey, Hallier, Hutchinson и Козо-Полянского, можно назвать, скажем, книгу под столь ясным для данной темы названием «The phylogenetic method in taxonomy» (Hall, Clements, 1923). Но важно было организовывать подобные исследования! В течение своего краткого директорства в ереванском Институте ботаники (1944—1948 гг.) Тахтаджян имел возможность дать начало ряду морфологических и анатомических работ филогенетического направления.

Укажем вкратце на организацию в Ереване планомерных исследований по палинологии. Заголовок первой такой статьи очень важен, так как он был напечатан всего лишь через год после введения в научный обиход самого термина «палинология» — «Palynologia caucasica: 1» (Тахтаджян, Яценко-Хмелевский, 1945). Потом под названием «Palynologia caucasica» появились и статьи учеников (В. Ш. Агабабяна, Е. М. Аветисян, Т. Г. Цатурян и других). Подробный рассказ Яценко-Хмелевского (1995; Жилин, 1995) освещает становление в Ереване целой школы анатомов-филогенетиков. Ее возникновение целиком обязано совместной творческой инициативе Тахтаджяна и Яценко-Хмелевского (1945, 1954).

Очень важный этап глубокого постижения Тахтаджяном филогении растений описан его соратником и жизненным спутником Андреем Алексеевичем Яценко-Хмелевским (1995; Жилин, 1995). Тахтаджян был знаком с Яценко-Хмелевским с карабахских детских лет (отец Яценко-Хмелевского работал лесничим в Карабахе). Оба они учились в одной и той же школе в Тифлисе и там же закончили свое высшее образование (в ВИСК, эфемерном вузе). Наконец, в 1943 г. Тахтаджян пригласил Яценко-Хмелевского из Тбилиси в Ереван в качестве заведующего лабораторией анатомии растений Института ботаники.

По замыслу Тахтаджяна и Яценко-Хмелевского этой лаборатории надлежало стать центром диагностической, систематической, филогенетической и эволюционной анатомии растений. Внешне это свелось к изданию двух монографий Яценко-Хмелевского: «Древесины Кавказа» (1954 г.) и «Основы и методы анатомического исследования



А. Л. Тахтаджян со своим учеником С. Г. Жилиным.

Домашний рабочий кабинет А. Л. Санкт-Петербург, 4 марта 2000 г. Фото Марии Снигиревской.

древесины» (1954 г.), но теоретическая суть всей работы была гораздо шире. Фактически задуманная (и в значительной степени выполненная) работа сводилась к созданию как бы введения в анатомию древесин мира (Яценко-Хмелевский, 1995). Для Тахтаджяна эта совместно задуманная работа явилась ключом к оценке значимости признаков строения древесины в филогенетическом отношении. Вместе со своим сподвижником А. Л. составил «Ключ для определения современных родов хвойных по признакам строения древесины» (Тахтаджян, Яценко-Хмелевский, 1954). Эта творческого плана работа позволяла ему в дальнейшем самостоятельно устанавливать типы анатомического строения древесин и значимость их признаков в филогении. Поэтому впоследствии Тахтаджян мог быть вовсе не формальным руководителем ксилотомических работ. Но, разумеется, Яценко-Хмелевский как в Ереване, так позднее и в Ленинграде воспитал целую плеяду специалистов по ксилотомии. Эти школы, созданные в Ереване как одна школа, затем в некотором смысле разделились на две, а ныне, после кончины Андрея Алексеевича Яценко-Хмелевского (1909—1987) обрели единственного главу школы в лице А. Л. (Жилин, 1995).

Филогения высших растений — пути исследований

Мне повезло — я видел воочию коррекцию Тахтаджяном собственной системы цветковых растений. Так, я мог наблюдать работу Тахтаджяна, автора уже прославленной во всем мире системы цветковых, когда он еще раз (в который раз!) прослеживал признаки в разных ветвях системы, лично изучая срезы только что полученной откуда-либо, чаще из тропиков, древесины (по препаратам, приносимым ему ксилотомистом И. А. Шилкиной, — см.: Тахтаджян и др., 1986) или исследуя типы устьиц в семействах, еще не подвергнутых рассмотрению с позиций стоматографии (по препаратам, приготовленным его ученицей М. А. Барановой). Я мог видеть, с какой страстью А. Л. хватался за гербарный лист еще не виденного им растения, полученный в этот момент — по обмену или в дар — из знаменитого или очень удаленного хранилища растений. Порой я мог присутствовать при обсуждении А. Л. с его учениками плана

А. Л. Тахтаджян со своей ученицей Э. Ц. Габрнэлян.
Даралагез (Армения), 22 сентября 1974 г. Фото С. Г. Жилина.

статьи, посвященной палинологии того или иного рода или семейства цветковых, а потом видеть в журнале опубликованные статьи (Тахтаджян, Мейер, 1976; Тахтаджян и др., 1985, и др.). Добавлю к этому, что многие статьи его учеников вышли в свет без всякого соавторства с Тахтаджяном; они были просто им инициированы.

Так как я с некоторой поры уже специально выискивал статьи Тахтаджяна, добровольно став его библиографом (Жилин, 1970; Кузьменко, Жилин, 1982; Жилин, Снигиревская, 1990), мне доводилось встречаться и с еще одним доказательством непрекращающейся работы А. Л. над системой цветковых — публикацией статей по карпологии (Тахтаджян, Меликян, 1972; Тахтаджян, Трифонова, 1987, 1999).

Школа систематиков и флористов в Ереване

Прежде всего это первые ученики А. Л. (а также ученики его учеников), которые начали создавать вместе с А. Л. многотомное издание — «Флору Армении».

Работы по филогении растений А. Л. вел параллельно с основательным изучением армянской флоры (одно из важнейших дел его жизни, которое только в наши дни стало близким к завершению). К этой работе, чтобы только начать ее, к созданию полного описания растений Армении, ее флоры А. Л. смог подойти лишь после основательного изучения растительности этого региона. Очень важный этап — защита кандидатской диссертации «Основные типы растительности скелетных гор С.С.Р. Армении» в Педагогическом институте им. А. И. Герцена (Ленинград, январь 1938 г.). Издав затем книгу «Ботанико-географический очерк Армении» (Тахтаджян, 1941) и составив совместно с Ан. А. Федоровым определитель растений окрестностей Еревана (Тахтаджян, Федоров, 1945, 1946, 1972), А. Л. начал более масштабную работу — подготовку к изданию «Флоры Армении». Конечно, завершить такой труд в одиночку было бы чрезвычайно трудно, в особенности если учесть многообразие интересов и замыслов А. Л. Но первый том (1954 г.) написан одним Тахтаджяном. Создание и публикация остальных томов «Флоры Армении», многотомного издания,[4] растянулось на долгие годы. Среди авторов, разумеется, ученики А. Л., но также и его друзья, в том числе старшие друзья, соратники, последователи и просто лучшие специалисты по систематике отдельных групп растений. Разумеется, не только ереванцы, но и ленинградцы (потом петербуржцы), тбилисцы, москвичи и бакинцы. Вот почти полный их перечень по мере вхождения в издание: Е. М. Аветисян, Б. К. Шишкин, Я. И. Мулкиджанян, Н. В. Мирзоева, Э. Ц. Габриэлян, И. П. Манденова, Ан. А. Федоров, А. А. Колаковский, Л. К. Манукян, В. Е. Аветисян, С. Г. Тамамшян, А. С. Шхиян, А. К. Скворцов, Л. А. Смолянинова, С. Тер-Хачатурова, Т. В. Егорова, В. М. Виноградова, Т. Г. Цатурян, Р. В. Камелин, Т. Н. Попова, Ю. Л. Меницкий, М. А. Фишер, С. Б. Григорян, М. Э. Оганесян, Э. А. Назарова, М. В. Агабабян, И. Г. Аревшатян, Н. С. Ханджян, К. Г. Таманян.

---

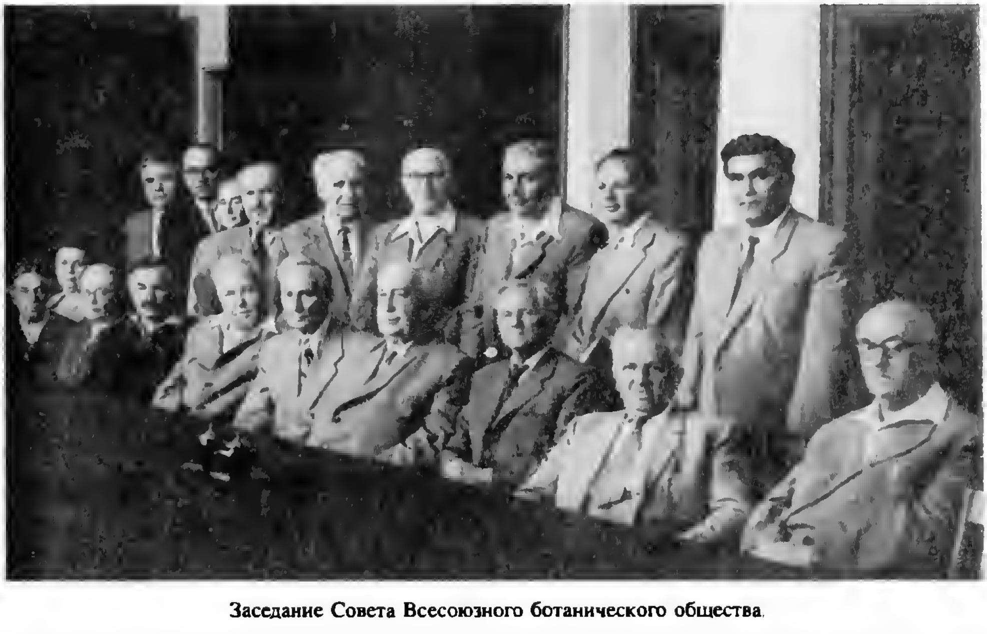
[4] «Флора Армении». Т. 1—9. 1954—1995.

Грузинский академик Сосновский был не только остроумен и точен в наблюдении, но и прозорлив, назвав первый период успехов в изучении флоры Армении, обязанный активной деятельности Тахтаджяна, «веком Перикла армянской ботаники» (Лавренко, Яценко-Хмелевский, 1970 : 1849).

Репрессии 1948 года

Благополучное развитие событий в Ереване было внезапно прервано репрессиями, вызванными решениями, которые приняла «сессия ВАСХНИЛ». Разумеется, эти «решения», принятые лысенкоистами, были одобрены самим «Великим кормчим». Тахтаджян полностью потерял свое положение руководителя ботаники в Ереване: он был снят с постов заведующего кафедрой в Университете, директора Института ботаники и президента Географического общества Армении. Тираж книги, вышедшей под его редакцией, «Физическая география Армянской ССР» (Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1948. 316 с.), был полностью уничтожен (осталось несколько экземпляров). По счастью, его книга «Морфологическая эволюция покрытосеменных», важнейший этап теоретической работы, изданная в Москве в 1948 г. издательством Московского общества испытателей природы, не пострадала. Президентом общества был акад. Н. Д. Зелинский, ученым секретарем — С. Ю. Липшиц.

Счастье, что Тахтаджяна принял профессором на кафедру ботаники Ленинградский университет, где деканом биолого-почвенного факультета был Н. В. Турбин, в



Заседание Совета Всесоюзного ботанического общества.

Ботанический институт, Ленинград, около 1956 г. Слева направо сидят: О. И. Кузенева, неизвестная, Е. И. Штейнберг, А. И. Толмачев, Б. А. Тихомиров, Б. К. Шишкин, В. Н. Сукачев, П. А. Баранов, П. М. Жуковский, Е. М. Лавренко; стоят: Ф. Х. Бахтеев, В. И. Полянский, М. А. Иванова, А. П. Шенников, В. И. Разумов, М. С. Яковлев, Н. Р. Иванов, О. В. Заленский, А. Л. Тахтаджян.

ту пору активный лысенковец (вскоре, впрочем, выступивший против лысенковского лжеучения). С 1949 г. начался новый, ленинградский этап научной жизни Тахтаджяна, более плодотворный, чем ереванский.

Биосистематика

Биосистематика представляет собой достаточно сложное соединение разных научных дисциплин, в той или иной степени и мере содействующее таксономическим исследованиям. К биосистематике могут подключаться помимо кариологии, цитогенетики, популяционной генетики и биохимии различные дисциплины из экологического и фитогеографического циклов, а также иммуносистематика. Само название «биосистематика» появилось в 1943 г., и ее первичной целью был анализ структуры вида. В конце 1950-х гг. А. Л. ввел на кафедре ботаники Ленинградского университета спецкурс по биосистематике. Число занятий было кратно числу участников спецкурса. На каждом занятии один из студентов делал доклад по какой-либо проблеме биосистематики (по собственному выбору), а остальные обязывались задавать вопросы докладчику, оценивать его выступление, высказывать собственные мысли по затронутой теме. Предлагалось, например, подключение к таксономии ряда генетических приемов исследования, таких как установление и сопоставление числа хромосом у разных видов и родов. Давление лысенковщины было в это время уже ослаблено, но кадровый дефицит генетиков ощущался отчетливо. Нужны были новые научные силы, и А. Л. старался разными способами повлиять на развитие дополнительных для таксономии научных методик.

Позднее весьма важной была организация Тахтаджяном в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР группы биосистематики (первоначально — группа генетики популяций). Это произошло сразу после избрания А. Л. членом-корреспондентом АН СССР в 1966 г. В этой группе, которой заведовала Н. Д. Агапова, а научным руководителем оставался А. Л., готовились новые специалисты по кариосистематике, палинологии, иммуносистематике. В 1969 г. Тахтаджян выступил на IV съезде Всесоюзного ботанического общества в Тбилиси с большим докладом о биосистематике (Тахтаджян, 1970), в котором сформулировал задачи этой отрасли на новом этапе (под влиянием бредовых идей и административных действий лысенковцев все биосистематические работы были прекращены после пресловутой «сессии ВАСХНИЛ» в августе 1948 г.). Под руководством А. Л. (или его учеников) выполнено немало диссертационных работ по биосистематике. Вот неполный перечень этих диссертантов: Н. Д. Агапова, И. Я. Гудкова, М. Т. Давлионидзе, И. М. Данелия, В. Н. Косенко, Г. Л. Кудряшова, Н. С. Морозова, Е. О. Пунина, И. Н. Сафонова (Московцева), К. Г. Таманян, В. И. Трифонова, Н. М. Федоренчук, А. А. Чарчоглян, В. С. Чупов и др. Его питомцы — биосистематики работают в С.-Петербурге, Ереване, Тбилиси, Киеве и Риге. Группа биосистематики слилась в 1986 г. с группой цитологии, образовав Отдел (позднее лабораторию) биосистематики и цитологии БИН РАН. Одной из главных целей этого подразделения теперь можно считать исследование эволюции кариотипов растений с помощью методов молекулярной цитогенетики. Другой целью остается изучение иммуносистематики (Чупов и В. С. Шнеер). Иными словами, нынешняя Лаборатория биосистематики и цитологии по своим научным целям и структуре свидетельствует о слиянии двух школ — М. С. Навашина и Тахтаджяна. Многие специалисты, воспитанные в школе биосистематики А. Л., успешно работают ныне как таксономисты (систематики) или палинологи.

Палеоботаническая школа Тахтаджяна в Ленинграде — Санкт-Петербурге

Неудивительно, что Тахтаджяну с его широкими интересами в ботанике, в частности с филогенетическим подходом к систематике растений, с попыткой создания палеоботанической группы в Ереване (самую раннюю публикацию, касаю-

Встреча А. Л. Тахтаджяна с проф. А. Cronquist (США), с которым обсуждалась будущая статья, получившая прозвище «troika paper» (см.: Лавренко, Яценко-Хмелевский, 1970).

Комарово, пригород Ленинграда, 1965 г. Слева направо: Тахтаджян, М. А. Баранова (ученица А. Л.), Cronquist.

щуюся палеоботаники, см.: Тахтаджян, 1944) представилось интересным возглавить после кончины А. Н. Криштофовича Отдел палеоботаники в Ленинграде, в БИН. А. Л. заведовал этим отделом (потом лабораторией) более 30 лет. И если кто-нибудь будет отрицать наличие «школы Тахтаджяна» в палеоботанике, я могу утверждать, что фактически она существует. Палеоботаническая школа Тахтаджяна возникла на основе «школы Криштофовича» (подробнее см.: Жилин, 1998 : 70—85). Одним из первых шагов Тахтаджяна в качестве главы Отдела палеоботаники (впоследствии ранг этого подразделения дважды изменялся: отдел — лаборатория — отдел — лаборатория) было приглашение в штат опытного палеоботаника А. И. Турутановой-Кетовой, которая возглавила группу исследователей мезозойской флоры. У нее к тому же была хорошая коллекция препаратов ископаемых эпидерм (Турутанова-Кетова, 1963). Это поддержало развитие палеостоматографии (термин предложен С. Г. Жилиным, 1974 : 105) в Лаборатории палеоботаники. Ее развитие было задумано еще Криштофовичем, который пригласил в Отдел палеоботаники И. Н. Свешникову, занявшуюся стоматографией хвойных, современных и ископаемых. Затем уже при Тахтаджяне В. А. Самылина (она начала применять стоматографический метод в 1956 г.) и Г. В. Делле (одна из первых учениц А. Л. по палеоботанике) вошли в штат палеоботанического подразделения БИН. Обе они составили вместе с Турутановой-Кетовой «мезозойское ядро» палеоботаники в БИН. Так как особенностью А. Л. как руководителя палеоботанической группы всегда было привлечение внимания к таксономической работе, то естественным образом начала возникать мезозойская стоматография (Турутанова-Кетова, Делле, Самылина и позднее Свешникова). Ученица Самылиной Н. В. Носова продолжает изучение юрской флоры и обработку юрских хвойных с использованием стоматографии.

Но еще ранее на кафедре ботаники Ленинградского университета А. Л. давал темы курсовых работ по стоматографии современных групп с целью их применения в палеоботанике (саговниковые — А. Е. Боброву, магнолиевые — М. А. Барановой, лавровые — С. Г. Жилину и позднее Н. И. Имханицкой). В Отделе палеоботаники эти темы возросли у Барановой и Имханицкой до ранга кандидатских диссертаций. А. Л. специально пояснял, например, автору этих строк, тогда еще студенту, что современному ботанику необходимо быть знакомым с разными методиками исследования. И я получал тему за темой для курсовых работ: «Фазово-контрастная микроскопия», «Строение эпидермы лавровых», «Применение инфракрасной фотографии в палеоботанике». А в 1980-х гг. я поддерживал в своих аспирантах С. В. Викулине и Н. В. Гурьеве стремление заниматься палеостоматографией.

В 1990-х гг. автор этой статьи предпринял несколько попыток изучать не только анатомическое строение ископаемых растений вместе с учениками и сотрудниками, но и ультраструктуру листьев *Eucommia*, *Zostera*, *Pinus*. Под руководством Жилина и И. А. Корчагиной (первоначально ученица П. И. Дорофеева по палеокарпологии) несколько студентов Санкт-Петербургского университета начали изучение палеокарпологических материалов из мела, палеогена и неогена Казахстана и Сибири (О. Н. Арбузова, С. И. Фрумина и П. Д. Тропина). Преимущественно меловой карпологией занимается сейчас бывший аспирант Жилина А. В. Хваль. Н. М. Добровольская изучает эпидерму современных и ископаемых папоротников, современных и ископаемых листьев *Populus*, *Salix*, *Strelitzia*, вымершего рода *Palibinia* и т. д.

Баранова, студентка, а потом аспирантка Тахтаджяна в Лаборатории палеоботаники, занималась и палеоботаникой, но большую часть времени — стоматографией преимущественно современных растений. В настоящее время она является виднейшим в мире специалистом в этой области знания.

Для палеоботанической школы Тахтаджяна в Петербурге характерно, что специалисты по палеофлористике рано или поздно начинают заниматься таксономическими исследованиями ископаемого материала. Например, Самылина, П. И. Дорофеев, Е. Ф. Кутузкина, Л. Ю. Буданцев, И. А. Ильинская, Жилин после издания палеофлористических работ не раз обращались к изучению отдельных родов вымерших растений.

Чрезвычайно важной была идея Тахтаджяна о специальной работе над таксономией вымерших растений. Эта идея реализуется в палеоботанической школе Тахтаджяна посредством уникального по тщательности таксономической проработки и географическому охвату издания «Ископаемые цветковые растения СССР» (т. 1 и 2,

А. Л. Тахтаджян со своей ученицей Н. С. Сингиревской. Ленинград. БИН. июнь 1972 г.

1974 и 1982, ред. А. Л. Тахтаджян). Оно продолжается в виде «Ископаемых цветковых растений России и сопредельных стран» (т. 3, 1994; т. 4 готовится к выпуску, ред. Л. Ю. Буданцев).

Палеоксилотомия в петербургской палеоботанической школе Тахтаджяна является как бы дважды унаследованной: от успешных довоенных еще ленинградских работ А. В. Ярмоленко, с одной стороны, и, с другой стороны, от филогенетической школы анатомов древесины, созданной в Ереване Яценко-Хмелевским (1995; Жилин, 1995) при непосредственном участии Тахтаджяна (Тахтаджян, Яценко-Хмелевский, 1954). Эту отрасль представляла в течение многих лет И. А. Шилкина (Тахтаджян и др., 1986), а ныне ученик ее и Тахтаджяна — Д. В. Громыко.

Н. С. Снигиревская оказалась единственным палеоботаническим учеником А. Л., полностью воспринявшим его идеи о максимальном насыщении палеоботаники духом филогении. Это касается всех ее трудов, посвященных изучению анатомическим способом девонских окаменелостей и карбоновых угольных почек из Донбасса, но также и удивительных образований (небольшие растения, находимые целиком окаменевшими) из триаса Тунгусского бассейна, получивших название *Takhtajanodoxa* Snig. (*Takhtajanodoxaceae — Isoetales*), а кроме того, работ о современном и вымершем лотосе. В последние годы Снигиревская изучает мезозойские древесины, сотрудничая с Громыко.

Школа таксономистов в Санкт-Петербурге

Сам А. Л. Тахтаджян не соглашается на то, что у него есть научные школы. Думается, скорее всего, из скромности. Кроме того, его представления о научных школах, должно быть, несколько иные, чем у автора этой статьи. Беседуя со многими ботаниками, я убедился, что никто не собирается спорить по поводу того, что в Ереване с конца 1930-х гг. начала создаваться и существует до сих пор вполне оригинальная школа флористов и систематиков высших растений с явным уклоном в филогению. Строгий подход А. Л. к практической таксономии растений уже давно стал обычным для многих русских систематиков (упомянем его учеников С. К. Черепанова и Ю. Л. Меницкого). И к таксономической школе Тахтаджяна, возникшей в Санкт-Петербурге, мы можем отнести не только его прямых учеников, но также и учеников его учеников и даже просто последователей в реальной флористике: в деле составления региональных флор. Конечно, в Санкт-Петербурге таксономическая школа создавалась под сильнейшим влиянием В. Л. Комарова и его соратников и последователей, среди которых назовем Б. К. Шишкина, С. В. Юзепчука, А. И. Пояркову и... остановимся, чтобы список не вырос на целую страницу. Остановка здесь необходима еще и потому, что школа Комарова (а точнее, сам Комаров) издавна противостояла новшествам в таксономии, а особенно в филогении. Это касалось как отвержения симбиотических идей (Тахтаджян, 1973; Жилин, 1995; Яценко-Хмелевский, 1995), так и сопротивления идеям Н. И. Вавилова (Тахтаджян, 1970). При этом, разумеется, не следует и невозможно скрывать великий успех школы Комарова, создавшей 30-томную «Флору СССР».

Но невозможно не учесть влияния на новые поколения ученых филогенетических идей Тахтаджяна. С колоссальным трудом удавалось ему обращать внимание своих сотрудников (а он с 1962 по 1988 г. возглавлял Отдел высших растений в БИН) на долгое время замалчиваемые (и как раз созвучные умонастроению Тахтаджяна) идеи школы Вавилова. Вопрос касался в данном случае концепции вида.

Большую роль в воздействии идей Тахтаджяна сыграла работа над покрытосеменными в связи с изданием популярного издания «Жизнь растений». По условиям этого издания, разработанным членами редколлегии главным образом в Ленинграде, необходимо было давать характеристику родов и семейств растений, исходя из их распространения в мировой флоре. Привычной работы, основанной на знании отечественной флоры, было недостаточно. А главным авторитетом по вопросу мировой флоры был в БИН Тахтаджян, к этому времени совершивший свои важнейшие путешествия. Все путешествия Тахтаджяна по миру являются ботаничес-

А. Л. Тахтаджян в окружении студентов-ботаников. Китай, пров. Юннань, 1958 г.

кими. Если он посещал крупные города, то в них он работал в библиотеке, гербарии или в оранжереях. Но особенно старался посетить интересные в ботаническом отношении места. Да и бывают ли неинтересные! Поездки начались лишь с 1955 г. Тахтаджяну уже было 45 лет. Раньше А. Л. из СССР не выпускали. Статья об этой первой поездке в Албанию опубликована совсем недавно (Тахтаджян, 1999). В ней, в частности, написано, как важно было ему, работавшему в юности над растительными сообществами Армении, увидеть в Албании настоящие фригану, шибляк и маквис, подлинные средиземноморские типы растительности, физиономически сходные с армянскими. Но такова судьба многих советских ученых. Автору этих строк удалось впервые попасть в Средиземноморье и в тропики лишь 49 лет от роду. И это было подлинным счастьем. А как важно для изучающего природные явления уже в

А. Л. Тахтаджян среди вьетнамских коллег, многие из которых проходили курс аспирантуры или докторантуры в Ленинграде.

Ханой, январь 1975 г. Фото Л. Ю. Буданцева.

юные годы познакомиться с их важнейшими типами. Позднее А. Л. посетил и другие страны Средиземноморья, а также китайские тропики (провинция Юннань), Вьетнам, Индию, Японию, Новую Гвинею, Австралию, Новую Зеландию, Фиджи, Северную Америку. Все зарубежные поездки были очень важны при работе над томами цветковых растений для «Жизни растений». Этой работе, не только редакторской, но и авторской или соавторской, А. Л. отдавался с большим энтузиазмом. Через его руки прошли многочисленные рукописи, которые не механически правились, — над ними шла подлинно творческая работа. А. Л. старался вынудить авторов обратиться к новым литературным источникам, выписать отсутствующий в БИН гербарный материал. Эта была кипучая работа. Я могу сравнить ее с преподавательской, но на лучшем, чем обычно, на высочайшем уровне. Эта была подлинная школа таксономистов в Гербарии БИН. Работа над 3 томами покрытосеменных для «Жизни растений» (5/1, 5/2 и 6) началась в конце 1970-х и закончилась в 1982 г. А в конце 1980-х гг. началась снова — намечалось переиздание «Жизни растений» под измененным названием «Мир растений». Это были «новые занятия» школы таксономистов. Работа шла на большом подъеме. Тексты первого издания были значительно улучшены. Должно было быть издано 4 тома цветковых растений. 2 из них прошли корректуру, но не вышли в свет. Кончался 1991 г., и финансовые трудности не позволили завершить издание «Мира растений» (вышел только 2-й том — «Грибы»). Но, на мой взгляд, таксономическая школа состоялась. Многие молодые ботаники прошли ее с пользой для себя. По крайней мере, это мое мнение — участника задуманного тогда издания и члена редколлегии «Мира растений».

Конспект флоры Кавказа

Вопрос об объеме вида и внутривидовых категорий, который очень беспокоил А. Л. в течение многих лет, может в какой-то степени проясниться по завершении задуманной им гигантской коллективной работы «Конспект флоры Кавказа».

Встреча А. Л. Тахтаджяна с проф. Е. Маут (США), с которым обсуждалась проблема объема вида и внутривидовых категорий.

Ленинград, июнь 1972 г. Слева — А. Г. Давтян (жена А. Л. Тахтаджяна), справа — Mrs. E. Маут.

Работа над проектом «Конспект флоры Кавказа» ведется уже около 15 лет. Она сопровождается перепроверкой всего гербарного материала по Кавказу. Прежде всего Тахтаджяном и Меницким была составлена оригинальная карта районов флоры Кавказа (Меницкий, 1991). В обработке видов флоры участвуют около 30 авторов из Санкт-Петербурга, Еревана, Тбилиси, Москвы, Пятигорска. Среди авторов много прямых учеников А. Л. Но принцип приглашения в это издание основан прежде всего на степени компетентности специалиста в конкретном исследовании. Предварительные обработки многих таксонов опубликованы в «Ботаническом журнале», «Новостях систематики высших растений», а также в ряде зарубежных журналов. Подготовлены тексты для трех четвертей всех видов флоры Кавказа. Они входят в 100 семейств, уже занесенных в базу данных; это две трети всех семейств, составляющих флору Кавказа. Остались необработанными главным образом монотипные и олиготипные семейства. Растения располагаются по системе Тахтаджяна (Takhtajan, 1997).

Тектология

А. Л. заинтересовался тектологией еще в студенческие годы. Но имя А. А. Богданова долгие советские годы было под запретом из-за того, что автор «всеобщей организационной науки» был философом, не вполне согласным с господствовавшей доктриной и обильно раскритикованным вождем пролетариата. Поэтому даже неофициальное обсуждение тектологии могло происходить лишь с близкими друзьями. О таких беседах в своих воспоминаниях мельком упоминает Яценко-Хмелевский (1995 : 112): «...вместе [с Тахтаджяном. — *С. Ж.*] увлекались „Тектологией" Богданова». Лишь расцвет системных исследований в СССР позволил А. Л. впервые обнародовать свои мысли о тектологии в большой статье (Тахтаджян, 1972). В ней весьма логично изложена идея Богданова и показано, что отбор — всеобщее явление, наблюдаемое в живой и неживой природе, а также в человеческом обществе. Недавно Тахтаджян написал и издал (в собственном компьютерном наборе) небольшую книгу о тектологии. В ней дано новое понимание тектологии в следующих словах: «В отличие от кибернетики, синергетики и теории систем тектология представляет собой общее учение об универсальных принципах организации, моделях и формах, путях и направлениях трансформации разных типов систем разных структурных уровней, как природных, так и социальных» (Тахтаджян, 1998 : 103—104). И далее: «Тектология в современном ее понимании становится концептуальным каркасом науки и призвана стать общенаучной парадигмой» (Тахтаджян, 1998 : 105).

Триумф советской ботаники и триумф ботаника Тахтаджяна

Этот триумф состоялся в 1975 г., когда в Ленинграде успешно прошел XII Международный ботанический конгресс. Во-первых, само решение организовать Международный конгресс в Ленинграде было принято в 1969 г. на XI конгрессе в Сиэтле (США). И 6 лет ботаники СССР готовились к проведению конгресса. Разумеется, было установлено международное наблюдение за ходом подготовки. А в Ленинграде с 1970 г. действовал Оргкомитет во главе с Тахтаджяном, который был в 1974 г. утвержден президентом XII Международного ботанического конгресса. По завершении конгресса Тахтаджян был избран президентом отделения ботаники Международного союза биологических наук на 1975—1981 гг. (а в предшествующее шестилетие А. Л. был вице-президентом). Кроме того, Международная ассоциация по таксономии растений избрала его своим президентом.

Тахтаджян является действительным или иностранным членом 7 академий, многих ботанических обществ. Неоднократно получал награды в виде медалей или премий, от различных ботанических организаций, от ассоциаций, занятых охраной природы, и т. д.

В 1990 г. Тахтаджян был удостоен звания Героя социалистического труда за общественную деятельность по защите ботанической науки от пролысенковского мракобесия.

Заключение

Сейчас у нас имеется уникальная возможность, как на ладони, видеть весь XX в., проходящий век, пока еще оставаясь в нем. Эта удобная для обзора позиция позволяет заметить, что, например, в Ереване в первой трети века не было никакой возможности составить флору Армении, а ныне «Флора Армении», уже 9-томная, близка к завершению и притом почти целиком своими, армянскими, силами. Создана своя школа флористов и систематиков. Безусловно, в результате неустанной работы и заботы Тахтаджяна.

Следует специально подчеркнуть, что все цели у Тахтаджяна с самого начала его научной работы были связаны воедино. Он стремился к получению данных по анатомии ради установления филогенетических связей, которые естественно вели к уточнению таксономии изучаемой в данный момент группы. Отсюда появление иселедовательских групп по палинологии, карпологии, ксилотомии. Таксономия консолидирует все подходы и требует возникновения новых путей для собственного развития. Биосистематика важна как отрасль, допускающая присоединение к ней любых новых способов, уточняющих положение таксонов различных рангов между собой. Палеоботанике необходимо постоянное усовершенствование ради достижения точности, которой от нее ждут таксономисты.

В этой статье невозможно учесть все факты, касающиеся научной биографии Тахтаджяна, поэтому я ссылаюсь на ряд литературных источников, в которых читатель сможет найти недостающее (Габриэлян, Жилин, 1980, 1991; Жилин, 1976, 1982, 1998; Anonymous, 1993; Žilin, 1995).

В последние годы, когда Тахтаджян бóльшую часть своей научной продукции издает на английском языке, супруга А. Л., Алиса Григорьевна Давтян, филолог, специалист-исследователь английского языка, являетея его неизменным помощником в работе.

Автору было приятно получить ряд консультаций у Н. Д. Агаповой, В. Г. Грифа, Е. О. Пуниной, Ю. Л. Меницкого, Т. Н. Поповой, Н. Т. Скворцовой, Н. С. Снигиревской и Н. Н. Цвелева.

Для этой статьи некоторые ботаники предоставили фотографии (если авторы фотографий известны, они указаны), среди них назовем Л. Ю. Буданцева, И. А. Ильинскую, Н. С. Снигиревскую и М. А. Баранову.

Снимки А. Л. Тахтаджяна в его домашнем кабинете сделаны фотографом Марией Снигиревской специально для этой статьи и для № 7 Ботанического журнала.

Mr. Charles Jeffrey был весьма любезен, сделав перевод Summary на английский язык.

Всем им автор статьи приносит свою искреннюю благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балаян З. Между адом и раем. Карабахские этюды. М., 1995. 414 с.

Баранова М. А. Стоматография и систематика // Бот. журн., 1968. Т. 53. № 3. С. 383—391.

Верещагин В. В. Путешествие по Закавказью в 1864—1865 гг. // Всемирный путешественник. 1870. Год IV. Т. VII. Вып. 17. С. 260.

Габриэлян Э. Ц., Жилин С. Г. Выдающийся ботаник (к 70-летию академика А. Л. Тахтаджяна) // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33. № 5. С. 459—465.

Габриэлян Э. Ц., Жилин С. Г. Академику А. Л. Тахтаджяну — 80 лет // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1991. Вып. 13. С. 5—15.

Жилин С. Г. Список опубликованных работ А. Л. Тахтаджяна // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 12. С. 1851—1856.

Жилин С. Г. Третичные флоры Устюрта. Л., 1974. 200 с.

Жилин С. Г. Тахтаджян Армен Леонович // БСЭ. 3-е изд. М. 1976. Т. 25. С. 902—903.

Жилин С. Г. Краткий очерк научной, педагогической и научно-организационной деятельности // Армен Леонович Тахтаджян / Матер. к биобиблиографии ученых СССР. Сер. биол. наук. Ботаника. М., 1982. Вып. 11. С. 8—32.

Жилин С. Г. Предисловие к воспоминаниям Андрея Алексеевича Яценко-Хмелевского (1909—1987) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 109—110.

Жилин С. Г. О палеоботанических школах в России // Академические научные школы Санкт-Петербурга / К 250-летию Академии наук. СПб., 1998. С. 65—89.

Жилин С. Г., Снигиревская Н. С. Опубликованные работы А. Л. Тахтаджяна начиная с 1982 г. // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 1033—1034.

Кузьменко Р. И., Жилин С. Г. Хронологический указатель трудов // Армен Леонович Тахтаджян / Матер. к биобиблиографии ученых СССР. Сер. биол. наук. Ботаника. 1982. Вып. 11. С. 39—58.

Лавренко Е. М., Яценко-Хмелевский А. А. Армен Леонович Тахтаджян (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 12. С. 1848—1856.

Макашвили А. Ботанический словарь. Названия растений. Тбилиси, 1961. 263 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Нагорный Карабах. Историческая справка. Ереван, 1988. 70 с.

Тахтаджян А. Л. Ботанико-географический очерк Армении (с картой растительности). Тбилиси; Ереван, 1941. 180 с. (Тр. Бот. ин-та АрмФАН. Т. 2).

Тахтаджян А. Л. Структурные типы гинецея и плацентация семязачатков // Изв. АрмФАН СССР. 1942. № 3/4. С. 91—112.

Тахтаджян А. Л. Новый вид рода *Gleichenia* из верхнемеловых отложений Даралагеза // Докл. АрмССР. 1944. Т. 1. № 1-2. С. 31—33.

Тахтаджян А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 3. С. 331—345.

Тахтаджян А. Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования: Ежегодник, 1971. М., 1972. С. 200—277.

Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22—32.

Тахтаджян А. Л. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб., 1998. 118 с.

Тахтаджян А. Л. Ботанические наблюдения в прибрежной Албании // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1999. Вып. 12. С. 6—10.

Тахтаджян А. Л., Мейер Н. Р. Некоторые дополнительные данные о морфологии пыльцы *Degeneria vitiensis* (*Degeneriaceae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1531—1535.

Тахтаджян А. Л., Мейер Н. Р., Косенко В. Н. Морфология пыльцы и классификация семейства *Rafflesiaceae* s. l. // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 153—162.

Тахтаджян А. Л., Меликян А. П. Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermum*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 10. С. 1271—1278.

Тахтаджян А. Л., Трифонова В. И. Анатомия семян *Glaucidium palmatum* в связи с его систематическим положением // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 191—196.

Тахтаджян А. Л., Трифонова В. И. Анатомия плода и семени рода *Kaliphora* (*Kaliphoraceae*) в связи с его таксономическим положением // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 1—7.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана // Определитель растений окрестностей Еревана / Под ред. Д. И. Сосновского. Ереван, 1945. 494 с.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Атлас рисунков к «Флоре Еревана». Ереван, 1946. 213 с.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана // Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд., перераб. и доп. Л., 1972. 394 с.

Тахтаджян А. Л., Шилкина И. А., Яценко-Хмелевский А. А. Анатомия древесины *Didymeles madagascariensis* в связи с систематическим положением семейства *Didymelaceae* // Бот. журн., 1986. Т. 71. № 9. С. 1203—1206.

Тахтаджян А. Л., Яценко-Хмелевский А. А. Palynologia caucasica: 1. Опыт стандартизации палинологической терминологии // Изв АН АрмССР. Естеств. науки. 1945. № 5-6. С. 31—46.

Тахтаджян А. Л., Яценко-Хмелевский А. А. Ключ для определения современных родов хвойных по признакам строения древесины // А. А. Яценко-Хмелевский. Древесины Кавказа. Ереван, 1954. Т. 1. С. 58—78.

Туруmанова-Кеmова А. И. Williamsoniaceae Советского Союза // Тр. БИН АН СССР. 1963. Сер. 8. Палеоботаника. Вып. IV. С. 5—55.

Шагинян М. Нагорный Карабах. М.; Л., 1927а. 140 с.

Шагинян М. Призрак Шуши // Изв. ЦИК Союза С.С.Р. 1927б. 1 января. № 1. С. 5.

Яценко-Хмелевский А. А. «Филогения в Ереване» (1944—1954) (немного личных воспоминаний и мыслей) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 111—124.

Anonymous. An interview with Dr. Armen Takhtajan: Melon visiting senior curator // Field notes from the New York botanical garden / A Quarterly Newsletter of the botanical science division. 1993. Vol. 2. N 1. P. 2—3.

Hall H. M., Clements F. E. The phylogenetic method in taxonomy. The North American species of *Artemisia, Chrysothamnus* and *Atriplex* // Carnegie Inst. Wash. Publ. 326. 1923. 355 p.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 653 p.

Žilin S. G. Tahtadžjan Armen // Scienziati e technologi contemporanei. Milano, 1975. Vol. 3. P. 45—46, portr.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 III 2000

SUMMARY

A number of botanical schools in Russia and Armenia owe their existence to the efforts of Armen Leonovich Takhtajan, one of the greatest botanists of the 20th century, during his 70 years of active involvement in scientific research, administration and teaching. His enthusiasm for natural science was aroused in childhood by his father, who had received an agronomic education in western Europe, and he became seriously interested in botany as a schoolboy, thanks to the inspired teaching of his schoolmaster, A. K. Makashvili. Even while still at school he was technically proficient in the collection and naming of plants. Takhtajan received his higher education in Yerevan and Tiflis (1932) under the guidance of N. A. Troitsky and D. I. Sosnowsky, well known systematic botanists. He was soon invited to give courses in botany and was only 28 when in 1938 he became Head of the Department of Plant Morphology and Systematics at Yerevan University. His knowledge of the flora of the Transcaucasus, especially Armenia, and a very early interest in phylogeny, especially evolutionary morphology and anatomy, lead Takhtajan to the conclusion that the research problems involved could be satisfactorily tackled only on a team basis. Thus, in spite of much difficulty he managed to organize a Laboratory of Plant Anatomy at the Yerevan Institute of Botany, inviting A. A. Yatsenko-Khmelevsky from Tbilisi to be its Head. Study of the flora of Armenia became possible only because of a steady increase in the number of workers involved and their gradual conversion to the «new systematics». In this way there gradually but nonetheless comparatively quickly arose in Yerevan groups of researchers which can best be regarded as schools of systematics / floristic taxonomists, palynologists and wood anatomists. They were marked by a concern with phylogenetic aspects, invariably considered by Takhtajan in the assessment of all systematic and anatomical data, and this became the main feature distinguishing them from other such schools. The Leningrad / St. Petersburg period of Takhtajan's research activity began in 1949 and has continued to the present day. He held the professorship of Botany at Leningrad University from 1949 till 1961 and from 1954 till 1988 was Head of the Laboratory of palaeobotany and Department of Higher Plants at the Komarov Botanical Institute. The basic work on the «Flora of Armenia», begun in Yerevan, was crowned in the Leningrad / St. Petersburg period by the publication, to date, of 9 of its volumes. Work continued on palynology of recent plants, with the involvement of St. Petersburg as well as Armenian students / palynologists. Research on the systematics of higher nonflowering and flowering plants has continued even more intensively than before and throughout the Leningrad / St. Petersburg period, with the addition of the work of Takhtajan's students in stomatography, palynology, carpology and wood anatomy. The work of the Laboratory of Palaeobotany founded in 1949 by A. N. Kryshtofovich, was changed considerably. A Takhtajan school of palaeobotany was created in St. Petersburg, marked by a gradual intensification of studies in the systematics of fossil plants. Notable also during the last 35 years of Takhtajan's activity are his efforts to found a Laboratory of Biosystematics, which have yielded positive results in that Takhtajan's students (and their students) have become proficient in serology, karyosystematics or palynology. As a result, there has been an increase in the numbers of botanists / taxonomists routinely employing these methods (in Yerevan, St. Petersburg, Kiev and Riga).

УДК 581.3

© О. П. Камелина

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

O. P. KAMELINA. EMBRYOLOGICAL FEATURES IN PHYLOGENETIC SYSTEMATICS OF FLOWERING PLANTS

Подведены некоторые итоги многолетних исследований автора в области сравнительной систематической эмбриологии. Приведен достаточно полный перечень эмбриологических признаков, а также сформулированы основные положения, которыми могут руководствоваться эмбриологи при проведении сравнительно-эмбриологического анализа. Даны конкретные примеры применения такого анализа для таксонов разного ранга: от вида до порядка. Приведены результаты анализа распределения отдельных эмбриологических признаков в подклассах и классах филогенетической системы А. Л. Тахтаджяна. Намечен круг задач для дальнейшего развития систематической эмбриологии.

Ключевые слова: эмбриологические признаки, филогенетическая систематика, систематическая эмбриология.

В конце завершающегося XX в. и на пороге грядущего XXI можно подвести некоторые итоги и попытаться сформулировать проблемы, частично решенные и требующие решения в сравнительной систематической эмбриологии цветковых растений.

О важном значении, которое имеет эмбриология для систематики покрытосеменных, неоднократно и в разные годы говорили многие авторы. Среди них следует упомянуть в первую очередь одного из русских классиков Веру Алексеевну Поддубную-Арнольди, в работах которой, начиная с 1930 г., с первого ее студенческого опубликованного реферата и через все ее научное творчество вплоть до последних работ (и сводки 1982 г.), красной нитью проходит основная идея о важном значении эмбриологии для систематики растений. Это отражено и в обобщающих работах индийских ученых — P. Maheshwari (1963), B. M. Johri (1963), R. N. Kapil, A. K. Bhatnagar (1980, 1991), а также и в работах исследователей других стран — B. F. Palser (1975), G. Dahlgren (1989, 1991), H. Tobe (1989) и др. Здесь я не стремлюсь к полному перечню и анализу всей огромной литературы по систематической эмбриологии цветковых растений. Но хочу отметить, что вклад российских эмбриологов в развитие этого направления значителен и по частным, и по монографическим, и по сводным работам (это работы М. С. Яковлева, И. Д. Романова, Е. Н. Навашиной, Э. С. Терехина, Т. Б. Батыгиной, Е. Л. Кордюм, З. И. Никитичевой, О. П. Камелиной, И. И. Шамрова, Г. Е. Титовой и др.).

По мере накопления конкретных данных по эмбриологии разных семейств составлялись сводки, которые отражали степень изученности цветковых растений на определенном временном этапе (Schnarf, 1931; Johansen, 1950; Davis, 1966; Сравнительная..., 1981—1990; Поддубная-Арнольди, 1982; Johri et al., 1992). Выход в свет таких сводок способствовал тому, что многие систематики использовали эмбриологические признаки семейств при построении филогенетических систем покрытосеменных (Dahlgren, 1975; Cronquist, 1988, 1992; Takhtajan, 1980; Тахтаджян, 1987 и особенно Takhtajan, 1997). Это свидетельствует об установлении более тесных контактов между двумя науками — филогенетической систематикой и сравнительной эмбриологией.

Эмбриология растений поставляет филогенетической систематике данные о закономерностях развития эмбриональных структур (от археспория до зрелого зародыша), отражающие начальные этапы онтогенеза, которые не может дать ни одна другая отрасль ботаники. Причем с уверенностью можно утверждать, что эмбриологические признаки являются диагностическими для таксонов всех рангов: от вида до порядка (Камелина, 1998). Установление ранга таксона, определение его систематического положения и родственных связей, конечно, дело систематика, а не эмбриолога. Однако сравнительно-эмбриологический анализ дает возможность по эмбриологическим признакам сделать свои заключения и разработать определенные рекомендации в отношении целесообразности того или иного решения этих вопросов.

На основании большого опыта работы с оригинальным материалом и анализа литературы сформулированы основные положения, которыми могут в дальнейшем руководствоваться исследователи, работающие в области сравнительной систематической эмбриологии цветковых растений (Камелина, 1991, 1998). Некоторые из них я позволю себе привести здесь повторно.

— *Систематическое положение и филогенетические связи таксонов разного ранга могут обсуждаться на основании* ***сравнительно-эмбриологического анализа****. При этом должна учитываться вся совокупность эмбриологических признаков и сравниваться должны равнозначные признаки.*

Несмотря на то что во многих работах В. А. Поддубной-Арнольди упоминается перечень эмбриологических признаков, имеющих значение для систематики, а в главе «Эмбриология и систематика» (Herr, 1984) приводится более обширный их список, они еще далеки от полного объема. Поэтому ниже мы приводим более полный и конкретизированный список эмбриологических признаков, причем для некоторых из них дана таксономическая приуроченность.

Эмбриологические признаки, учитывающиеся в сравнительно-эмбриологическом анализе

Спорогенная ткань — число клеток (вид), конфигурация на поперечном срезе (округлая, дуговидно изогнутая) (семейство, род, вид).

Тип формирования тетрад микроспор: сукцессивный, симультанный, промежуточный (семейство). Форма тетрад, толщина каллозной оболочки.

Пыльцевое зерно — тип: 2-клеточное, 3-клеточное (род), одиночное или в тетрадах, массулах, поллиниях. Вегетативная клетка — ядро, запасные вещества. Генеративная клетка — форма, размеры, количество цитоплазмы, наличие пластид. Спермии — форма, размеры, наличие цитоплазмы, свободные или в контакте с ядром вегетативной клетки.

Признаки мужских эмбриональных структур

Пыльник — число гнезд-микроспорангиев (семейство), форма гнезд, их расположение (на абаксиальной или адаксиальной стороне пыльника). Перегородка между гнездами — толщина, время и степень разрушения. Число тек. Связник (массивность). Надсвязник. Плацентоид. Проводящая система. Наличие запасных веществ в связнике. Вскрывание пыльника (интрорзное, экстрорзное, латрорзное) (семейство).

Стенка микроспорангия (гнезда пыльника) — тип формирования (основной, однодольный, двудольный, редуцированный — по: Davis, 1966) (семейство). Число слоев в сформированной стенке. Число слоев в стенке зрелого пыльника (семейство). Особенности дифференциации слоев стенки.

Эпидермис — структура: форма клеток, сохранность в зрелом пыльнике, наличие кутикулы, ее конфигурация, наличие волосков, железок, устьиц, пластид. Запасные вещества. (Различия в морфологии — вид).

Эндотеций — число слоев (род), конфигурация клеток, характер фиброзных утолщений (вид), запасные вещества.

Фиброзные утолщения — место расположения (семейство, род): только в эндотеции, окружают все гнездо, каждую теку, имеются и в связнике, окружают весь пыльник по периметру.

Средние слои — число (от 1 до 10), сохранность в зрелом пыльнике, наличие фиброзных утолщений (семейство, род).

Тапетум — тип: клеточный или периплазмодиальный (семейство), наличие реорганизации, форма реорганизации: в амебоидный, в синцитий, окаймляющий симпласт, тапетальную ткань (семейство, род, вид). Морфология тапетума: однородный гетероморфный (диморфный); число ядер в клетке, наличие и структура тапетальной мембраны и орбикул, их форма.

Признаки женских эмбриональных структур

Семязачаток: тип (ортотропный, гемианатропный, анатропный, кампилотропный, амфитропный, цирцинотропный) (семейство), форма, прикрепление к плаценте.

Нуцеллус — тип (крассинуцеллятный, тенуинуцеллятный, медионуцеллятный семязачаток (по: Шамров, 1999) (семейство, род). Эпидермис нуцеллуса — длительность существования, форма клеток (вид). Наличие нуцеллярного колпачка, париетальной ткани (семейство, род), их толщина (вид). Характер изменений после оплодотворения, наличие постамента, подиума, их строение.

Интегумент — число (семейство, род), толщина. Эпидермис. Интегументальный тапетум, степень развития (окружает весь зародышевый мешок или только его какую-либо часть) (род).

Микропиле — образовано одним или обоими интегументами. Экзостом, эндостом — прямое или зигзагообразное микропиле, с папиллами (род).

Халаза — тип. Гипостаза, эпистаза (семейство, род) — число слоев (вид), наличие танинов и других веществ.

Фуникулус — форма, длина (семейство, род).

Проводящая система (порядок, семейство, род) — пучок простой, разветвленный, заканчивается в халазе, заходит в интегумент, доходя до микропиле.

Наличие ариллуса, ариллоида, обтуратора (фуникулярного, плацентарного) и других вспомогательных структур семязачатка.

Археспорий — тип: многоклеточный, одноклеточный (и подтипы) (семейство, род, иногда вид). Трансформация в спорогенную клетку — непосредственно или после отделения париетальной клетки. Число спорогенных клеток и расположение в нуцеллусе. Функционирующие спорогенные клетки. Присутствие или постепенная дегенерация остальных спорогенных клеток.

Мегаспорогенез. Изменения в мегаспороците — вакуолизация, движение ядра, увеличение размера. Мейоз 1, расположение веретен деления, форма и размеры клеток диады, или ценоцитной клетки с двумя ядрами. Мейоз 2, синхронный, асинхронный. Образование тетрад мегаспор (форма тетрад) (моноспория), 2 клеток, содержащих по 2 мегаспориальных ядра (биспория), или ценоцита с 4 мегаспориальными ядрами (тетраспория). В тетраде мегаспор — расположение и размеры мегаспор, положение функциональной мегаспоры, наличие и тенденция к развитию у нефункционирующих мегаспор.

Зародышевый мешок — тип развития (семейство), начальный и конечный объем и форма на каждой стадии (вид), размер ядер, синхронность их делений (вид). Дифференциация элементов зародышевого мешка. Строение яйцеклетки, синергид. Нитчатый аппарат в синергидах. Антиподы — число в сформированном и зрелом зародышевом мешке, продолжительность существования. Полярные ядра, время их слияния (до или во время оплодотворения). Центральная клетка — вакуоли, расположение ядра, запасные вещества. Наличие гаусториев — синергидных, антиподных, центральной клетки (семейство, род).

Оплодотворение — прогамная фаза (порогамия, мезо- или халазогамия) (семейство). Тип слияния гамет: премитотический, промежуточный или постмитотический. Интактная синергида.

Признаки развивающегося семени: в эндоспермо- и эмбриогенезе, в структурах семязачатка.

Эндосперм — типы развития (нуклеарный — продолжительность стадий, целлюлярный — ориентация оболочек первых делений; гелобиальный, тубифлоральный — дифференцирующее деление) (семейство, род). Руминация (семейство, род). Гаустории — халазальный, микропилярный, различия по числу ядер и наличию в созревающем семени. Запасные вещества. Присутствие в зрелом семени (род). Число слоев (вид).

Эмбриогенез — тип (Paeoniad, Piperad, Onagrad, Chenopodiad, Caryophyllad, Solanad, Asterad, Graminad и многочисленные вариации) (семейство, род). Наличие и морфология суспензора, суспензорный гаусторий. Степень дифференциации зародыша, форма и размеры зрелого зародыша, наличие хлоропластов, запасные вещества.

Семя развивающееся — изменения в интегументах (-те), формирование семенной кожуры и ее структура. Наличие придатков — крыла, папилл и т. д.

Перисперм, число слоев, топография расположения в семени. Соотношение зародыш — эндосперм (по линейной длине).

Особые признаки: полиэмбриония (типы), апомиксис (типы).

Все основные признаки, такие как типы развития структур, это признаки таксонов более крупного ранга — порядка, семейства, рода. Количественные признаки — это признаки вида.

Вот основной перечень эмбриологических признаков, которым можно руководствоваться при проведении сравнительно-эмбриологического анализа. Число признаков, учитываемых в анализе, может уменьшаться или увеличиваться в каждом конкретном случае.

Оценка эмбриологических признаков по критериям продвинутости и примитивности у разных авторов совпадает не по всем параметрам (Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Камелина, 1982, 1991; Herr, 1984; Dahlgren, 1991). Это вполне объяснимо, поскольку эмбриология предков цветковых растений неизвестна. Поэтому Herr (1984) делает предположение о признаках гипотетических предпокрытосеменных по совокупности примитивных признаков современных цветковых растений и таким образом отождествляет их с эмбриологическим архетипом.

Известно, что в развитии эмбриологических признаков нет полного параллелизма и зачастую в одном и том же семействе мы можем наблюдать и продвинутые, и примитивные признаки. Кроме того, эмбриологи до сих пор не пришли к единому мнению в оценке даже самых важных признаков, поэтому к пересмотру их каждый раз приступает исследователь, более глубоко рассматривающий тот или иной признак в связи с его проявлением и распространением у цветковых. Тем не менее уже сейчас можно вывести такую четкую закономерность: критерию примитивности соответствуют более массивные, многослойные или многоклеточные структуры, требующие и бо́льших энергетических затрат, и большего времени для развития. **В пыльнике** — массивная стенка микроспорангия, массивный связник с надсвязником, с плацентоидом или с сильно развитой проводящей системой, многоклеточная спорогенная ткань; **в семязачатке** — массивный нуцеллус, сильно развитая проводящая система, наличие 2 интегументов, ариллуса и др. придатков, многоклеточный археспорий несомненно более примитивны, чем их противоположности; **в семени** — массивный эндосперм, наличие перисперма — признаки примитивные. Совершенно очевидно, что с накоплением знаний происходит и переоценка некоторых признаков, все больше приближающая нас к истине.

Обсуждение положения в системе некоторых таксонов различного ранга на основании сравнительно-эмбриологического анализа

— В каждом конкретном случае решающее значение могут иметь различные эмбриологические признаки, причем с уменьшением ранга таксона число отличительных признаков уменьшается или они становятся более тонкими, количествен-

ными. Например, на видовом уровне играют диагностическую роль такие признаки, как число слоев интегумента, число слоев гипостазы, число клеток эпидермы нуцеллуса, форма клеток эпидермы пыльника и т. д. (виды *Scabiosa* — Камелина, 1980; *Stachys* — Камелина, Босманова, 1999).

Пример сравнительно-эмбриологического анализа на уровне рода. Вид, несомненно принадлежащий к сем. *Peganaceae* — *Malacocarpus crithmifolius* — представитель монотипного рода, эндемичного для пустынь Средней Азии и прилегающих участков Ирана и Северного Афганистана, по эмбриологическим признакам (Камелина, 1985, 1987) сравнивается с *Peganum harmala* (Kapil, Ahluwalia, 1963), представителем второго рода этого семейства. Оказалось, что роды *Malacocarpus* и *Peganum* по всем основным признакам сходны. Различия наблюдаются в структуре стенки зрелого пыльника (у *Peganum* средние слои не сохраняются и кутикула на эпидермисе очень массивная) и в наличии многоклеточного (наряду с одноклеточным) археспория в нуцеллусе семязачатка, а также 2—3 тетрад мегаспор у *Peganum*. *Malacocarpus* отличается присутствием кристаллов оксалата кальция в тканях семязачатка и пыльника, которые локализуются вдоль проводящего пучка в рафе и в стенке пыльника, крупными клетками эпидермиса наружного интегумента. Таким образом, большое количество сходных признаков подтверждает принадлежность этих родов к одному и тому же сем. *Peganaceae*, а наличие индивидуальных признаков вполне соответствует рангу отдельных родов.

— *Большая общность и однородность по эмбриологическим признакам служат показателями естественности таксона, а также общности происхождения различных таксонов* (например, порядки *Dipsacales* (Камелина, 1980), *Caryophyllales* (Камелина, Проскурина, 1985), *Zingiberales* (Камелина, 1990), как и семейства этих порядков, по эмбриологическим признакам выглядят вполне естественными).

Еще одним примером может служить пор. *Begoniales*. В состав порядка входят семейства *Datiscaceae*, *Begoniaceae* (Тахтаджян, 1980, 1987) и *Tetramelaceae* (Takhtajan, 1997). Два первых семейства рассматривались в качестве самостоятельных порядков, входили в состав порядков *Violales* (Thorne, 1983) или *Cucurbitales* (Hutchinson, 1973; Dahlgren, 1983), где они сопоставлялись с сем. *Cucurbitaceae*.

Семейства *Datiscaceae* и *Begoniaceae* достаточно полно изучены эмбриологически (Анисимова, 1983; Камелина, 1983а), а для сем. *Tetramelaceae* имеются лишь фрагментарные сведения (Mauritzon, 1936; Boesewinkel, 1984). Анализ эмбриологических признаков этих семейств выявил их большое сходство. Признаки, общие для семейств *Datiscaceae* и *Begoniaceae*: 2-гнездный с немассивным связником пыльник, основной тип формирования стенки гнезда пыльника и сходный характер дифференциации ее слоев, клеточный секреторный тапетум с 2-ядерными клетками и орбикулами, наличие фиброзных утолщений в эндотеции и клетках связника, многослойная спорогенная ткань, симультанное образование тетрад микроспор, 2-клеточные пыльцевые зерна. Семязачаток у всех семейств анатропный с 2 двуслойными интегументами, с микропиле, образованным обоими интегументами, с увеличенными клетками эпидермиса наружного интегумента, с небольшой гипостазой. Археспорий в семействах *Datiscaceae* и *Begoniaceae* одноклеточный. Элементы зародышевого мешка имеют сходное строение. Эндосперм нуклеарного типа, эмбриогенез соответствует Onagrad-типу. Сходно строение и зрелого зародыша — прямого, с крупными семядолями. Основные отличительные признаки наблюдаются в строении стенки гнезда зрелого пыльника: в сем. *Datiscaceae* она состоит из эпидермиса, фиброзного эндотеция и одного сохранившегося среднего слоя, у *Begoniaceae* — только из эпидермиса и эндотеция, клетки которых заполнены танинами. Различия наблюдаются и в строении нуцеллуса: у *Datiscaceae* образуется 2-слойный нуцеллярный колпачок и 3—5 слоев париетальной ткани, более многослойна латеральная и базальная части нуцеллуса; у *Begoniaceae* эпидермис не делится, но клетки его значительно увеличиваются, особенно в базальной части, и париетальный слой только один. Различно проходят мегаспорогенез (с образованием 2-ядерных клеток диады у *Datiscaceae* и тетрады мегаспор у *Begoniaceae*) и развитие зародышевого мешка (по

Allium-типу и по Polygonum-типу соответственно). В зрелом семени у *Begoniaceae* сохраняется алейроновый слой, у *Datiscaceae* и *Tetramelaceae* семена без эндосперма.

Таким образом, наличие индивидуальных, присущих семействам *Datiscaceae* и *Begoniaceae* признаков подтверждает их самостоятельность, а большое количество сходных признаков говорит о возможности сближения их в одном пор. *Begoniales*, в который по признакам семязачатка и семени вписывается и сем. *Tetramelaceae*. Сем. *Datiscaceae* по признакам строения стенки зрелого пыльника, нуцеллуса и проводящей системы семязачатка более примитивно, чем сем. *Begoniaceae*. По эмбриологическим признакам пор. *Begoniales* выглядит довольно естественным.

Сравнение эмбриологических признаков семейств пор. *Begoniales* и сем. *Cucurbitaceae* (Дзевалтовский, 1983) показало значительное различие в морфологии семязачатка, интегументы которого в сем. *Cucurbitaceae* массивные, но особенно массивен и обладает характерным клювовидным выростом нуцеллус; иная в этом семействе и проводящая система семязачатка; часто встречается многоклеточный археспорий. Образование многоядерных (или многоклеточных) халазальных гаусториев эндосперма, эмбриогенез Solanad-типа, наличие различных типов апомиксиса и полиэмбрионии, присущие видам *Cucurbitaceae*, не отмечены ни у одного семейства пор. *Begoniales*. Такое большое количество существенных отличий по эмбриологическим признакам исключает возможность сближения этих семейств в одном порядке.

— *Разнородность по многим эмбриологическим признакам для представителей таксонов различного ранга является показателем их неестественности и основанием для ревизии их состава* (например, пор. *Tamaricales* (Камелина, 1983б) в прежнем и нынешнем составе выглядит неестественным, в котором сем. *Frankeniaceae* резко отличается от остальных семейств, и порядок разнороден по 4 основным признакам).

— *Близкородственными могут считаться таксоны, обладающие большим числом общих, одинаково выраженных эмбриологических признаков* (например, семейства *Eupomatiaceae* и *Degeneriaceae* (Камелина, 1991), *Phytolaccaceae* и *Stegnospermataceae* (Камелина, Проскурина, 1985), *Dipsacaceae* и *Valerianaceae*, *Adoxaceae* и *Sambucaceae* (Камелина, 1980, 1991, 1999а), *Potamogetonaceae* и *Ruppiaceae* (Камелина, 1991, 1999б)).

— *Наличие комплекса эмбриологических признаков, резко отличающих рассматриваемый таксон от близкородственных, дает повод к изменению ранга такого таксона и положения его в системе* (примеры: роды *Eupomatia*, *Nandina*, *Stegnosperma*, *Brexia*, *Ixerba*, *Nitraria*, *Cneorum*, *Tetradiclis*, *Davidia*, *Biebersteinia*, *Morina* заслуживают ранга отдельных семейств; семейства *Daphniphyllaceae*, *Fouquieriaceae*, *Elaeagnaceae* — отдельных порядков) (примеры даны по моим публикациям). Следует отметить, что семейства *Eupomatiaceae*, *Biebersteiniaceae*, равно как и *Lactoridaceae*, которое отличается от близких к нему семейств наличием многих продвинутых эмбриологических признаков (Камелина, 1997), в настоящее время возведены в ранг отдельных порядков (Takhtajan, 1997).

Еще одним ярким примером может служить сем. *Pittosporaceae*, которое включалось в состав порядков *Grossulariales* (Тахтаджян, 1966), *Saxifragales* (Takhtajan, 1980), *Pittosporales* (Thorne, 1983; Dahlgren, 1980, 1983). А. Л. Тахтаджян (1987; Takhtajan, 1997) возводит сем. *Pittosporaceae* в ранг отдельного порядка. Родственные связи этого семейства определялись кругом семейств *Roridulaceae*, *Escalloniaceae*, *Byblidaceae* (Тахтаджян, 1966, 1980) и сем. *Tremandraceae* (Dahlgren, 1983; Thorne, 1983). Разделяя точку зрения Dahlgren, Тахтаджян в настоящее время (Takhtajan, 1997) располагает пор. *Pittosporales* рядом с порядками *Araliales* и *Byblidales*, отмечая ближайшее родство сем. *Pittosporaceae* с семействами *Araliaceae* и *Byblidaceae*.

Анализ эмбриологических признаков семейств пор. *Saxifragales* (в объеме системы Тахтаджяна (1980)) показал, что в нем выделяются группы семейств, которые четко различаются между собой (Камелина, 1988). В одну группу входят в том числе семейства *Escalloniaceae*, *Roridulaceae* и *Byblidaceae*, которые сейчас относятся к разным порядкам. Несмотря на то что у представителей сем. *Pittosporaceae* семязачаток, как и у сравниваемых семейств, с одним интегументом и тенуинуцеллятный, он отличается массивностью интегумента, отсутствием интегументального тапетума и своеобразием проводящей системы (Mauritzon, 1939). Кроме того, у *Pittosporaceae* нуклеарный тип развития эндосперма (а не тубифлоральный) и иной тип эмбриогенеза. Особенности строения семязачатка и Asterad-тип эмбриогенеза отличают сем. *Pittosporaceae* и от группы семейств, ныне вошедших в пор. *Saxifragales*, у которых семязачаток с двумя интегументами, в большинстве случаев крассинуцеллятный и с интегументальным тапетумом. Отличия наблюдаются и в строении мужских эмбриональных структур (Жинкина, Камелина, 1985).

Сем. *Tremandraceae* эмбриологически исследовано недостаточно, однако известно, что семязачаток у представителей этого семейства с 2 интегументами и крассинуцеллятный (Mauritzon, 1936), чем существенно отличается от такового сем. *Pittosporaceae*. Таким образом, эмбриологические признаки не позволяют сближать сем. *Pittosporaceae* в одном порядке ни с одним из вышеперечисленных семейств.

Сем. *Araliaceae* по эмбриологическим признакам довольно гетероморфно (Анисимова, 1987). Можно сказать, что у него, а вернее у отдельных родов этого семейства, наблюдается больше сходства с сем. *Pittosporaceae*, чем у предыдущих семейств. И в основном это наличие одного массивного интегумента в семязачатке, который у некоторых родов также тенуинуцеллятный, но с интегументальным тапетумом. Этот признак отличает семязачаток аралиевых (равно как и тип семязачатка, образование в ряде случаев париетальной ткани, а также наличие массивного фуникулярного обтуратора и проводящего пучка, следующего в халазу, а иногда и в интегумент) от семязачатка представителей сем. *Pittosporaceae*. Сходство наблюдается в типе формирования стенки гнезда пыльника и наличии у ряда видов аралиевых гетероморфного тапетума. Однако стенка пыльника у *Pittosporaceae* более массивна, эндотеций нерегулярно-двуслойный с фиброзными утолщениями иной конфигурации, чем у аралиевых. Сходен тип развития эндосперма — нуклеарный. Однако у большинства представителей *Araliaceae* отмечен руминированный эндосперм в семени, что не свойственно *Pittosporaceae*. Эмбриогенез у представителей обоих семейств разного типа. В заключение следует отметить, что эмбриологические признаки сем. *Pittosporaceae*, и особенно признаки строения семязачатка (уникальность проводящей системы), говорят о его обособленном положении и подтверждают правильность выделения этого семейства в ранг отдельного порядка.

— *Эмбриологические признаки могут свидетельствовать о примитивности или продвинутости исследуемого таксона* (*по критериям, принятым для этих признаков*) (примеры: наличие многоклеточного археспория у *Stachys trinervis* подтверждает древность и обособленность его в системе рода (Камелина, Босманова, 1999), комплекс примитивных признаков говорит о реликтовости и обособленности *Ostrowskia magnifica* в системе сем. *Campanulaceae* (Камелина, Жинкина, 1997)).

Распределение эмбриологических признаков в классах цветковых растений

R. Dahlgren (1975) рассмотрел распределение некоторых эмбриологических признаков на схеме своей системы, вслед за ним мы проанализировали распределение 9 важных эмбриологических признаков в системе Тахтаджяна (Камелина, 1986, 1991; Kamelina, 1992). G. Dahlgren (1991) провела анализ распределения довольно значительного числа эмбриологических признаков в классе двудольных системы Дальгрена, результаты которого во многом совпадают с нашими заключениями.

Основываясь на своих исследованиях, я могу сделать следующий вывод: константными систематическими признаками для таксонов разного ранга являются такие важные эмбриологические признаки, как тип формирования стенки микроспорангия, тип тапетума в пыльнике, тип пыльцевого зерна, число интегументов в семязачатке, тип нуцеллуса, тип археспория, тип развития зародышевого мешка (но споричности), тип антипод, тип развития эндосперма. Они могут быть показателями и уровня морфологической организации таксонов, и различий путей развития таксонов, и морфологической однородности крупных таксонов. Анализ распределения этих признаков в порядках классов цветковых растений на схеме филогенетической системы А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980, с учетом изменений в системе 1997 г.) показал, что в целом наблюдаются определенные корреляции между положением семейств и порядков в системе и сочетанием тех или иных признаков, присущих этим таксонам.

Так, в порядках двудольных близ основания системы в подклассах *Magnoliidae*, *Ranunculidae* и *Hamamelididae* преобладающими являются основной тип формирования стенки гнезда пыльника, клеточный секреторный тип тапетума в пыльниках, 2-клеточные пыльцевые зерна, крассинуцеллятный семязачаток с двумя интегументами, многоклеточный археспорий, моноспорический зародышевый мешок, нуклеарный (но и целлюлярный) тип развития эндосперма, т. е. в основном примитивные эмбриологические признаки.

Для большинства семейств подклассов *Caryophyllidae*, *Dilleniidae* и *Rosidae* характерны все 3 типа формирования стенки гнезда пыльника, клеточный секреторный тип тапетума, 2- и 3-клеточные пыльцевые зерна, крассинуцеллятный семязачаток с 2 интегументами, моноспорический зародышевый мешок, одно- и многоклеточный археспорий, нуклеарный эндосперм, т. е. примитивные или сочетание примитивных и продвинутых признаков.

В *Rosidae*, отчасти в *Dilleniidae* и особенно в *Cornidae* уже наблюдается большее разнообразие и большая гетеробатмия признаков, в порядках появляются семейства с разными типами формирования стенки гнезда пыльника, с клеточным с реорганизацией тапетумом, с тенуинуцеллятным однопокровным семязачатком, с разными типами археспория и развития зародышевого мешка, с тубифлоральным типом развития эндосперма, т. е. с более продвинутыми признаками.

И наконец, в *Asteridae* и *Lamiidae*, венчающих систему двудольных, преобладают продвинутые признаки: у большинства семейств двудольный тип формирования стенки гнезда пыльника, клеточный, часто с реорганизацией, тапетум, 3-, реже 2-клеточные пыльцевые зерна, тенуинуцеллятный с 1 интегументом семязачаток, одноклеточный археспорий, разные типы развития зародышевого мешка, целлюлярный и чаще тубифлоральный эндосперм.

В классе однодольных такие четкие корреляции не прослеживаются. Разнообразие в сочетании признаков наблюдается практически на всех уровнях системы. Так, в основании системы в семействах подкласса *Alismatidae* формирование стенки гнезда пыльника происходит по типам однодольных, двудольных и редуцированному, тапетум периплазмодиального типа и преобладают 3-клеточные пыльцевые зерна, семязачатки с 2 интегументами, чаще крассинуцеллятные, одноклеточный археспорий, моноспорический зародышевый мешок (наряду с биспорическим), гелобиальный (наряду с нуклеарным) тип развития эндосперма.

В *Liliidae* и *Commelinidae* преобладающими являются однодольный тип развития стенки гнезда пыльника, клеточный секреторный наряду с периплазмодиальным типом тапетума, 2—3-клеточные пыльцевые зерна, с 2 интегументами красси- и тенуинуцеллятные семязачатки, одноклеточный археспорий, моноспорический зародышевый мешок в сочетании с би- и тетраспорическим, гелобиальный, нуклеарный и целлюлярный (редко) типы развития эндосперма.

В подклассах *Arecidae* и *Aridae* преобладающими также являются однодольный тип формирования стенки гнезда пыльника, клеточный секреторный тапетум (но в порядке *Arales* — только периплазмодиальный), 2-клеточные пыльцевые зерна, крассинуцеллятный с 2 интегументами семязачаток, одноклеточный археспорий (только в *Arales* — многоклеточный), моноспорический зародышевый мешок (наряду с биспорическим), гелобиальный и нуклеарный типы развития эндосперма.

Сравнивая же классы двудольных и однодольных по этим признакам, можно отметить, что есть **признаки общие, присущие обоим классам:** *двудольный и однодольный типы формирования стенки микроспорангия, клеточный тип тапетума, 2- и 3-клеточные пыльцевые зерна, красси- и тенуинуцеллятные семязачатки, одно- и многоклеточный археспорий, моно-, би- и тетраспорические зародышевые мешки, разные типы эндосперма.*

Признаки, преимущественно встречающиеся в одном из классов, единичио представленные во втором: *многоклеточный археспорий* — у однодольных отмечен только в 2 порядках, *однопокровный семязачаток* — у однодольных отмечена в 3 семействах, *целлюлярный эндосперм* — у однодольных отмечен только в 2 порядках, тубифлоральный эндосперм — у однодольных только в одном порядке, *гелобиальный тип эндосперма* — преобладает у однодольных, *антиподы ядерного типа* в основном встречаются у однодольных.

Признаки, встречающиеся только в одном классе: *основной тип формирования стенки гнезда пыльника* — только у двудольных, *редуцированный тип* — только у однодольных, *клеточный тапетум с реорганизацией* — только у двудольных, *периплазмодиальный тип тапетума* — только у однодольных.

Это говорит об отсутствии полного параллелизма в развитии эмбриональных структур у двудольных и однодольных. Отдельным подклассам двудольных свойственны более прогрессивные признаки, комплекс которых у однодольных не встречается, однако в большинстве случаев наблюдается гетеробатмия признаков, что особенно четко проявляется у двудольных.

Кроме того, такой анализ позволяет выявлять порядки, разнородные по одному признаку или по совокупности признаков, что дает повод для пересмотра их состава. Резкая обособленность порядка по эмбриологическим признакам в подклассе оправдывает пересмотр его положения в системе. Проведенные подсчеты также позволяют судить о частоте встречаемости признака и об изученности семейства по каждому из них. Таким образом, на наш взгляд, сравнительно-эмбриологический анализ является достаточно эффективным методом филогенетической систематики цветковых растений. Следует отметить, что исследование ранее не изученных таксонов важно не только для систематических выводов, но имеет также большое значение и для собственно эмбриологии цветковых. Ведь исследуя каждый вид, часто встречаешь и описываешь новый признак, ранее неизвестный в данном семействе. Зачастую это приводит к пересмотру типологий или к дополнениям существующих классификаций того или иного признака, а также дает возможность построения его эволюционного ряда.

О необходимости дальнейших исследований и развития сравнительного систематического направления в эмбриологии свидетельствует тот факт, что до сих пор остаются эмбриологически не изученными свыше 1/3 семейств цветковых растений. В этой связи продолжают оставаться актуальными:

1) исследование неизученных таксонов, особенно тех, чье положение в системе не может считаться окончательно установленным, составление их эмбриологической характеристики и обсуждение их систематического положения на основании эмбриологических признаков;

2) применение новых методик при исследованиях, что позволит выявить новые признаки, имеющие таксономическое значение;

3) составление максимально полного списка эмбриологических признаков, которые учитываются при сравнительно-эмбриологическом анализе, их оценка — филогенетическая и таксономическая;

4) подведение итогов в сводных работах.

Вот те основные задачи в сравнительной систематической эмбриологии, которые стоят перед эмбриологами нового века.

В заключение я хочу выразить искреннюю благодарность Армену Леоновичу Тахтаджяну за постоянный интерес и внимание к моим исследованиям в течение всех лет работы в области сравнительной эмбриологии, за предоставленный материал по многим видам, за возможность обсуждения вопросов эмбриологии при создании его монографии 1997 г. В связи с юбилеем желаю ему здоровья и творческих свершений на многие годы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М. Семейство *Begoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae — Thymelaeaceae*. Л., 1983. С. 144—148.

Анисимова Г. М. Семейство *Araliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений *Davidiaceae — Asteraceae*. Л., 1987. С. 30—35.

Дзевалтовский А. К. Семейство *Cucurbitaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae — Thymelaeaceae*. Л., 1983. С. 127—138.

Жинкина Н. А., Камелина О. П. Семейство *Pittosporaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae — Tremandraceae*. Л., 1985. С. 20—24.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 110 с.

Камелина О. П. Таксономическая и филогенетическая оценка отдельных эмбриологических признаков // Матер. VI Всесоюз. совещ. по филогении растений. М., 1982. С. 53—56.

Камелина О. П. Семейство *Datiscaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae — Thymelaeaceae*. Л., 1983а. С. 139—143.

Камелина О. П. Распределение эмбриологических признаков в порядке *Tamaricales* // Тез. докл. VII съезда ВБО (Донецк, 1983). Л., 1983б. С. 261—262.

Камелина О. П. Семейство *Zygophyllaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae — Tremandraceae*. Л., 1985. С. 145—152.

Камелина О. П. Распределение некоторых эмбриологических признаков в порядках класса двудольных // Тез. Всесоюз. совещ. «Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений». Кишинев, 1986. С. 14.

Камелина О. П. К эмбриологии плодового кустарника *Malacocarpus crithmifolius* // Проблемы размножения растений. Пермь, 1987. С. 55—56.

Камелина О. П. Анализ порядка *Saxifragales* по эмбриологическим признакам // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Матер. VIII съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 353.

Камелина О. П. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в сем. *Marantaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 480—493.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений. Ташкент, 1991. 80 с.

Камелина О. П. Дополнения к эмбриологии семейств *Lactoridaceae* и *Fouquieriaceae* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 25—29.

Камелина О. П. Диагностическое значение эмбриологических признаков // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. II (X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 120—121.

Камелина О. П. Эмбриологические признаки и филогенетические связи семейств порядка *Dipsacales* // Матер. X Москов. совещ. по филогении растений. М., 1999а. С. 83—85.

Камелина О. П. Положение в системе семейств *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zannichelliaceae* и *Cymodoceaceae* по эмбриологическим признакам // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 1999б. С. 105—106.

Камелина О. П., Босманова Н. О. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в роде *Stachys* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 8—24.

Камелина О. П., Жинкина Н. А. О примитивности признаков эмбриональных структур у *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*) // Матер. Междунар. совещ. по морфологии растений, посв. памяти И. П. Бородина. СПб., 1997. С. 352—353.

Камелина О. П., Проскурина О. Б. К эмбриологии *Stegnosperma halimifolium* (*Stegnospermataceae*). Распределение эмбриологических признаков в порядке *Caryophyllales* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 721—730.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 220 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Эмбриологический метод в систематике покрытосеменных растений // Изв. Ассоц. н.-и. ин-та физ.-мат. I МГУ. 1930. Т. 3. Вып. I-А. С. 61—101.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений: Основы и перспективы. М., 1976. 507 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 352 с.

Сравнительная эмбриология цветковых растений / Ред. М. С. Яковлев, Т. Б. Батыгина. Т. 1—5. Л., 1981—1990.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 612 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Boesewinkel F. D. Ovule end seed structure in *Datiscaceae* // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33. P. 419—429.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. New York, 1988. 555 p.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1992. 1262 p.

Dahlgren G. The last Dahlgrenogram. System of classification of the dicotyledons // The Davis and Hedge Festschrift / Ed. by K. Tan. Edinburg, 1989. P. 249—260.

Dahlgren G. Steps toward a natural system of the Dicotyledons: embryological characters // Aliso, 1991. Vol. 13. N 1. P. 107—165.

Dahlgren R. Current topics. The distribution of characters within an Angiosperm system. I. Some embryological characters // Bot. Notiser. 1975. Vol. 128. P. 181—197.

Dahlgren R. A revised system of classification of the Angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80. P. 91—124.

Dahlgren R. General aspects of angoisperm evolution and macrosystematics // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 1. P. 119—149.

Davis G. L. Systematic embryology of the angiosperms. New York; London; Sydney, 1966. 528 p.

Herr J. M., Jr. Embryology and taxonomy // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin, 1984. P. 443—499.

Hutchinson J. The families of flowering plants arranged to a new system based on their probable phylogeny. 3 ed. Oxford, 1973. 968 p.

Johansen D. A. Plant Embryology. Waltham, 1950. 305 p.

Johri B. M. Embryology and taxonomy // Recent advances in the embryology of angiosperms / Ed. by P. Maheshwari. Delhi, 1963. P. 395—444.

Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Comparative embryology of angiosperms. Berlin etc., 1992. Vol. 1, 2. 1221 p.

Kamelina O. P. Distribution of Embryological features in the orders of *Magnoliophyta* classes // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg, 1992. P. 242—243.

Kapil R. N., Ahluwalia K. Embryology of *Peganum harmala* L. // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. N 2. P. 127—140.

Kapil R. N., Bhatnagar A. K. Embryology in relation to angiosperm taxonomy // Glimpses in plant research / Ed. by K. K. Nair. Vol. 5. New Delhi, 1980. P. 272—295.

Kapil R. N., Bhatnagar A. K. Embryological evidence in angiosperm classification and phylogeny // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. Hf. 2/3. P. 309—338.

Maheshwari P. Embryology in relation to taxonomy // Vistas in botany. Vol. 4. 1963. P. 55—97.

Mauritzon J. Zur Embryologie einiger *Parietales-Familien* // Svensk Bot. Tidskr. 1936. Vol. 30. N 1. P. 79—113.

Mauritzon J. Contribution to the embryology of the orders *Rosales* and *Myrtales* // Lunds Univ. Arsskr. 1939. Avd. 2. Vol. 35. N 2. P. 1—121.

Palser B. F. The bases of Angiosperm phylogeny: embryology // Ann. Missouri Bot. Gard. 1975. Vol. 62. N 3. P. 621—646.

Schnarf K. Vergleichende Embryologie der Angisopermen. Berlin, 1931. 689 p.

Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 225—359.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thorne R. F. Proposed new realignments in the angiosperms // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 85—117.

Tobe H. The embryology of angiosperms: its broad application to the systematic and evolutionary study // Bot. Mag. Tokyo. 1989. Vol. 102. N 1066. P. 351—367.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург**

Получено 23 XII 199

SUMMARY

The importance of comparative embryology for phylogenetic systematics of flowering plants cannot be denied. This view is supported by recent reports on comparative embryology which have added new data useful for systematists. Embryological features may be diagnostic for taxa of all ranks — from a species to an order. The comparative-embryological analysis, as one of the methods of phylogenetic systematics of plants, enables us to draw conclusions helpful when rank of a taxon, its position in the system and relationship has been established.

In the article a rather complete list of embryological features is given. The main principles, which embryologists can use for carrying out a comparative-embryological analysis are formulated. Specific examples of this analysis are given for taxa of different ranks. The results of the analysis of certain embryological features within subclasses and classes of Takhtajan's phylogenetic system are presented. A range of problems is outlined for the further development of systematic embryology. The studies of noninvestigated taxa (taking into account that more than 1/3 families of flowering plants are not investigated embryologically) are among the most important ones.

УДК 581.8 : 581.176

© Ю. В. Гамалей

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ТЕРМИНАЛЬНЫХ ПУЧКОВ И ОКОЛОПУЧКОВОЙ ПАРЕНХИМЫ В ЛИСТЬЯХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Yu. V. GAMALEI. COMPARATIVE ANATOMY AND PHYSIOLOGY OF MINOR VEINS AND PARAVEINAL PARENCHYMA IN THE LEAVES OF DICOTS

Сравнительные исследования структуры и функций терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений, продолжавшиеся в течение четверти века методами световой и электронной микроскопии, привели к созданию типологии этих тканей и базы данных для 2.5 тыс. видов, представляющих основные подклассы, порядки и семейства двудольных. Показано, что дивергентная эволюция проводящей системы, связанная с филогенией деревьев и трав, завершилась формированием 2 вариантов транспортного кольца в мезофилле и соответствующих им 2 типов терминальных пучков и окружающих паренхимных тканей. Оба могут рассматриваться как равно продвинутые и специализированные. Для каждого из них описаны комплексы структурных и функциональных признаков, особенности развития, характер взаимоотношений клеток и тканей в процессе циркуляции растворов между ксилемой, мезофиллом и флоэмой. Показано, что эти структурные варианты различаются ролью симпласта и апопласта в процессах разгрузки ксилемы и загрузки флоэмы: компартментация обоих потоков организована диаметрально противоположно. Проанализировано распределение обоих продвинутых типов и их более примитивных предшественников в системе цветковых растений.

Ключевые слова: терминальные пучки, околопучковая паренхима, симпласт, апопласт, транспортное кольцо, разгрузка ксилемы, загрузка флоэмы.

Структура проводящих пучков и паренхимы, ассоциированной с ними, в середине века была предметом многих сравнительных исследований (Bailey, 1914; Esau, 1965, 1969; Metcalfe, Chalk, 1983). Исследования сравнительной анатомии проводящих тканей и паренхимы стебля уже внесли вклад в развитие систематики и филогении высших растений. Развитие аналогичных сравнительных исследований на материале пучков и околопучковой паренхимы листьев имеет свои мотивы и свою историю, связанную с функциональной спецификой проводящих тканей в листе. Детерминированное структурой распределение транспортных потоков в развивающихся листьях, контролируя экспрессию генома, становится инструментом реализации той или иной модели дифференциации клеток и тканей листа (Koch, 1996; Geiger et al., 1996). В зрелых листьях эти ткани, разгружая ксилему и загружая флоэму, эндогенно контролируют весь цикл листового обмена (Курсанов, 1976; Siebke, Weis, 1996). Разработка этих проблем инициировала более детальное изучение транспортной системы листьев, которое постепенно переросло в широкий фронт сравнительных исследований (Гамалей, 1974, 1985, 1990; Гамалей, Пахомова, 2000). Как оказалось, циркуляция транспортных потоков в листьях высших растений может быть организована по-разному. В связи с этим существует большое таксоноспецифическое разнообразие структуры терминальных пучков и околопучковой паренхимы (Гамалей, 1990). Таксоноспецифичность и консервативность признаков проводящей системы листа не ниже, чем аналогичных признаков тканей стебля, но их анализ на материале тканей листа значительно проще. Пройдя период накопления, и этот блок данных начинает постепенно вовлекаться в разработку вопросов систематики и филогении (Gamalei, 1989, 1991; Turgeon et al., 1993; Gamalei et al., 1999). Вероятно, не случайно это направление сравнительных исследований родилось в стенах Бота-

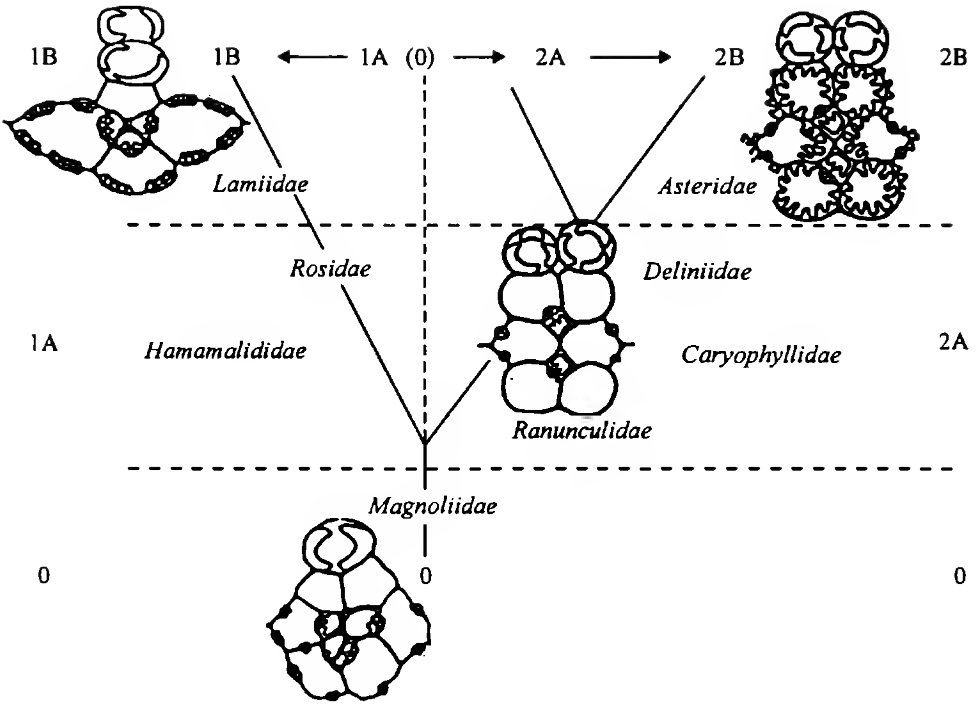


Рис. 1. Схема направлений эволюции терминальной флоэмы листа для двудольных растений (по: Гамалей, 1998).

Показаны филогенетические взаимоотношения и уровни распространения выделенных 4 типов. В обозначениях типов цифры отражают 2 дивергентных направления эволюции терминалей, литеры — степень эволюционной продвинутости типов вдоль каждого направления.

нического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Научная атмосфера института и внимание к сравнительным исследованиям такой направленности благоприятствовали этому. Теперь в расширении этого направления принимают участие представители многих зарубежных школ, признающих исторический приоритет школы БИН в данной области (Turgeon et al., 1993; Turgeon, 1996; Flora, Madore, 1996; van Bel, 1996).

В ходе сравнительных исследований терминальных пучков листа у двудольных растений было найдено 2 дивергентных направления их эволюции — «симпластное» и «апопластное», связанные с филогенией деревьев и трав (Гамалей, 1985; Gamalei et al., 1999). Несколько типов, различающихся степенью продвинутости, оказалось возможным выделить вдоль каждого направления (рис. 1). Анцестральный для двудольных тип не определяется четко, скорее, это собирательный образ большого разнообразия структурных вариантов, объединяемых по принципу нерегулярности клеточного состава и низкой специализации клеток пучковой и околопучковой паренхимы. Венчают эволюцию в каждом направлении типы пучков, клеточный состав и структура которых сложились и воспроизводятся с высокой точностью. В каждом из них спутники ситовидных элементов, клетки ксилемной и флоэмной паренхимы отчетливо дифференцированы и специфичны по структуре и выполняемым функциям. Степень градации векторов и выделение промежуточных в каждом направлении типов зависят от целей исследования, ранга исследуемых таксонов и наблюдаемого внутри них диапазона структурного разнообразия. Для самых общих сравнительных целей выделено 4 типа, по одному примитивному и одному продвинутому в каждом направлении (рис. 1). Их оказалось достаточно для описания всего структурного разнообразия терминальных пучков, наблюдаемого у двудольных растений. Уровень таксоноспецифичности для выделенных таким образом 4 типов оказался очень высоким: 100 % для вида, 99 % для рода, 84 % для семейства (Gamalei et al., 1999). Разработанная типология положена в основу соответствующей базы данных, составляемой для основных таксономических групп двудольных растений, которая в настоящий момент включает материалы по нескольким тысячам видов из всех основных семейств двудольных, представителей многих флористических районов Бореальной и Арктической областей. Расширение базы данных за счет новых таксонов сосудистых растений из новых флор и типов растительности продолжается. Увеличены списки изученных видов подклассов *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Lamiidae*, *Cornidae*, *Asteridae*. Близко к завершению создание базы данных по Арктической флоре (Sjutkina, Gamalei, 1999; Сюткина, Гамалей, 2000). Продолжается аналогичная обработка флоры Бореальной области. К сожалению, изученные виды тропических флор пока представлены главным образом интродуцентами из ботанических садов. Методом наложения базы сравнительных данных на системы двудольных растений и списки флор выстраиваются эволюционные и эколого-географические ряды типов терминальных пучков (Gamalei et al., 1999; Batashev et al., 1999; Gamalei, Sjutkina, 1999; Sjutkina, Gamalei, 1999).

Сравнительные исследования анатомии терминальных пучков в листьях двудольных растений продолжаются уже в течение 25 лет (Гамалей, 1974; Gamalei et al., 1999). Аналогичные исследования для листовой околопучковой паренхимы только начаты (Brubaker, Lersten, 1995; Klauer et al., 1996, 1997; Gamalei et al., 1999). При расширении сравнительных исследований на ассоциированные с пучками паренхимные ткани выделено несколько специализированных их типов: паренхимная обкладка пучков, радиальные паренхимные продолжения и анастомозы обкладки, межпучковая паренхима, простертая в паравейнальной (параллельной поверхности листа) плоскости между пучками, диффузная паренхима. Они оказались связанными с типами пучков и в такой же степени, как типы пучков, специфичными для изучения таксонов двудольных растений.

В обзоре предпринята попытка свести вместе два блока структурных данных, с тем чтобы стимулировать более сбалансированное и согласованное сравнительное исследование тех и других структур в дальнейшем. В данном случае изложение литературных и собственных материалов ограничено сравнением 2 продвинутых типов как наиболее сильно различающихся и венчающих эволюцию в каждом из указанных направлений (рис. 1). Конечная цель исследований в этом направлении — типология, основанная на крупных блоках признаков, ее функциональная интерпретация, аппликация на систему цветковых растений и флоры конкретных географических областей.

Развитие терминалей

В результате исследований развития сети жилкования у групп симпластных и апопластных двудольных растений установлено, что к терминальной сети проводящей системы листа относятся жилки 2—3 последних порядков ветвления, ограничивающие ареоли («мелкие жилки»). Они появляются в период становления экспортной функции листьев (Esau, 1969; Гамалей, 1990). Жилки импортного периода развития к этому времени становятся крупными (бóльшими по числу клеток) за счет того, что их поверхность покрывается такими же клеточными группами, которые слагают мелкие жилки. Таким образом, главным диагностическим признаком для отличия мелких жилок от крупных является наличие в составе последних стержня клеток, относящегося к импортному периоду, и покрывающей его мантии клеток, формирующихся в период становления экспортного потока. По своей структуре и, вероятно, функциям клетки мелких жилок и периферии крупных жилок не имеют существенных различий, их флоэма составлена из одинаковых клеточных комплексов. Общая

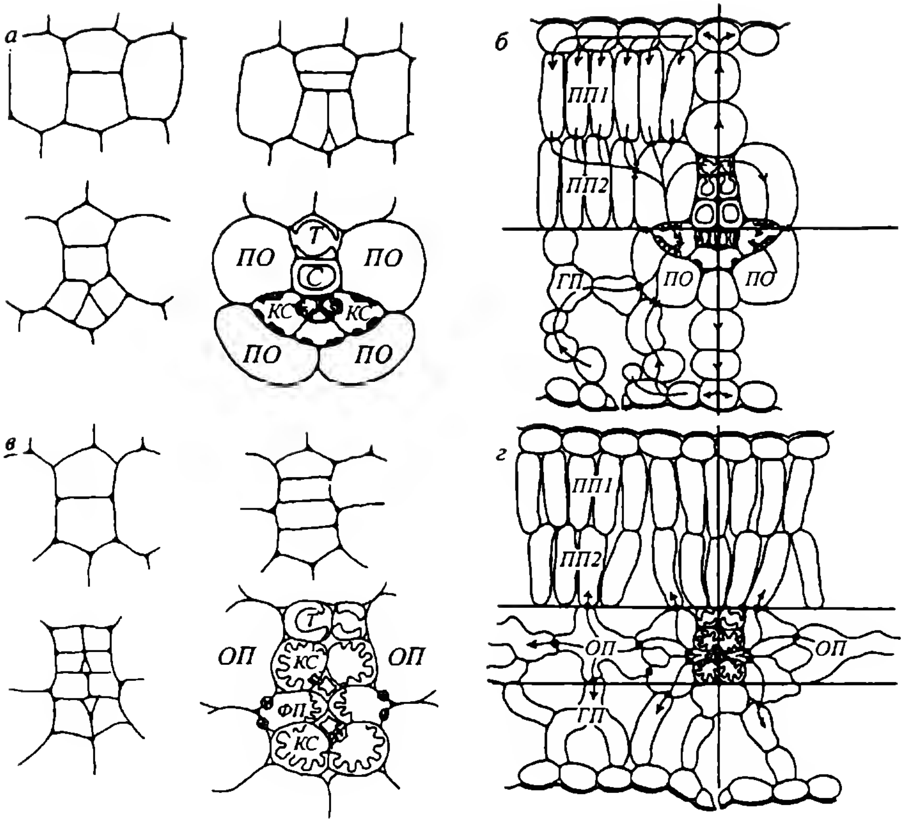


Рис. 2. Схемы развития терминальных пучков листа у симпластных и апопластных растений (типы 1 и 2 по: Гамалей, 1990).

а — этапы развития пучка, *б* — зрелая структура тканей листа у симпластных растений; *в* и *г* — аналогичные схемы для апопластных растений. *ГП* — губчатая паренхима, *КС* — клетка-спутник, *ОП* — околопучковая паренхима, *ПО* — паренхимная обкладка, *ПП1* — первый слой палисадной паренхимы, *ПП2* — второй слой палисадной паренхимы, *С* — склереида, *Т* — трахеида, *ФП* — флоэмная паренхима. Стрелками показаны направления транспортных потоков.

закономерность — 2-стадийное развитие крупных и 1-стадийное мелких жилок — облегчает их идентификацию на поперечных и продольных срезах у подавляющего большинства исследованных видов двудольных. По месту заложения и схеме делений выделены 2 противоположных типа развития жилок (рис. 2), свойственные соответственно группам «симпластных» и «апопластных» растений и в самых общих чертах — древесным и травянистым жизненным формам двудольных (Гамалей, 1985, 1990).

Тип 1 («древесный» или «симпластный»). У симпластных растений жилки закладываются в том же слое инициальных клеток, которые формируют внутренний слой палисадной паренхимы (Гамалей, 1990). Обычно это 2-й слой пластинчатой меристемы. На поперечном срезе инициальная клетка будущего проводящего пучка практически не отличается от соседних клеток пластинчатой меристемы, инициальных для клеток палисадной паренхимы. Но ее рост и последовательность делений специфичны. Первое периклинальное деление ведет к образованию инициалей ксилемы и флоэмы (рис. 2, *а*). Далее ксилемная инициаль делится еще несколько раз периклинально, а флоэмная — антиклинально с образованием веера сестринских клеток, каждая из которых еще раз делится периклинально на клетки, дифференцирующиеся как ситовидные трубки и спутники (Гамалей, 1990; Volk et al., 1996). В результате в зрелом листе флоэма веерообразно развернута в тангентальном направлении относительно ксилемы (рис. 2, *б*). Относительно клеток мезофилла ксилема лежит внутри слоя палисадной паренхимы, флоэма — на границе палисады и губки (рис. 2, *б*). В терминальных пучках такого типа одна из проводящих тканей может быть значительно протяженней другой, в результате многие окончания пучков являются чисто ксилемными или чисто флоэмными. Первое чаще встречается у растений с ксероморфными листьями, второе — у растений с мезоморфными листьями.

Тип 2 («травянистый» или «апопластный»). Жилки растений противоположной, апопластной группы закладываются в инициальном слое, формирующем губчатую паренхиму (Гамалей, 1990). У растений с таким же числом слоев пластинчатой меристемы это 3-й слой клеток. Первое деление инициальной клетки, ведущее к обособлению ксилемы и флоэмы, происходит так же, как и у предыдущей группы растений, — периклинально (рис. 2, *в*). Последующие деления во флоэме, как и в ксилеме, также периклинальные. Завершающая серия делений, приводящая к образованию ситовидных трубок в центре комплекса и пары спутников по бокам, имеет ориентацию антиклинальной вилки. В зрелом листе блоки флоэмы располагаются в радиальном направлении относительно ксилемы, друг под другом (рис. 2, *г*). Флоэмные элементы находятся в непосредственном контакте с ксилемными. Весь пучок лежит внутри губчатой паренхимы или производной от нее межпучковой паренхимы (рис. 2, *г*). Протяженность ксилемы и флоэмы в окончаниях обычно не различается сильно.

Две модели развития мелких жилок листа, различающиеся (1) положением инициалей в пластинчатой меристеме, (2) схемой их деления, особенно в ходе формирования флоэмы, и (3) наличием или отсутствием следов камбия, легко выводятся из фундаментальных особенностей проводящей системы деревьев и трав (Гамалей, 1985, 1990).

Ксилема

Ксилемная часть мелких жилок, состоящая из нескольких трахеид с кольчатыми или спиральными утолщениями и полностью растворенной первичной оболочкой, функционирует как разгрузочная система ксилемного эксудата. Специфика разгрузки может быть прослежена через структурные контакты трахеид с окружающими ксилему клетками. К сожалению, разгрузка ксилемы в листьях была объектом всего нескольких работ (Magendans, 1983; Pate, 1986), не имевших сравнительной направленности. Предполагалось, что в терминалях ксилема и листовой апопласт непрерывны, так что ксилемный эксудат свободно выходит из трахеид в апопласт (Pate, 1986). Структура ксилемной части мелких жилок подробно описана в нашей предыдущей работе (Гамалей, 1990).

Тип 1. Одна или несколько трахеид лежат в одной плоскости с клетками внутреннего ряда палисадной паренхимы, отделенные от нее клетками обкладки, которая со стороны ксилемы может иметь 1—2-рядное продолжение до эпидермы (табл. I, *Lamium album* L., *а*). Между ксилемой и флоэмой обычно сохраняются 1—2 недифференцированные паренхимные клетки. Эти клетки, так же как паренхимные клетки обкладки и ее продолжение со стороны ксилемы, могут склерифицироваться, в последнем случае ксилема представлена в терминальных пучках не только группой трахеид, но и группой склереид. Непосредственный контакт с трахеидами имеют только клетки обкладки пучка и клетки, разделяющие ксилему и флоэму (табл. I, *а*).

Тип 2. Такая же трахеида или группа из нескольких трахеид лежит на уровне клеток внутреннего ряда губчатой паренхимы (табл. II, *Zinnia elegans* L., *а*). Слой губчатой паренхимы, лежащий в контакте с ксилемой, приобретает структуру, специфичную относительно других ее слоев (межпучковая паренхима, см. ниже).

Внутри пучков ксилемные элементы непосредственно примыкают к флоэмным, следов камбия нет, как и самого камбия в крупных жилках и стеблевых пучках. Склеренхимные элементы тоже не встречаются в пучках данного типа. В контакте с трахеидами находятся только клетки специализированной (межпучковой) паренхимы (см. ниже).

Флоэма

Структура флоэмы в терминальных пучках исследовалась в основном в связи с вопросами загрузки ассимилятов. По структуре флоэмы терминальных пучков впервые и были выделены 2 группы растений, различающиеся путями и механизмами загрузки флоэмы (Гамалей, 1974; Курсанов, 1976). Было показано, что загрузка флоэмы у одних осуществляется через плазмодесмы, т. е. по симпласту, а у других — транзитом через апопласт. Отсюда и названия: растения, относящиеся к первой группе, были названы «симпластными» (тип 1), ко второй — «апопластными» (тип 2).

Тип 1. Исследования симпластной группы растений начинались с *Fraxinus ornus* L. (Гамалей, 1974) и *Cucurbita pepo* L. (Turgeon et al., 1975). Далее нашими усилиями эта группа была расширена до нескольких десятков семейств (Гамалей, 1985, 1990). Особенности флоэмы в терминальных пучках этих растений хорошо видны на их поперечных срезах (табл. I, *а*). Два крайних комплекса ситовидная трубка/спутник имеют особый тип клеток-спутников, описанный как спутники открытого типа (Гамалей, 1974), или intermediary cells (Fisher, 1884), Они встречаются только в зоне загрузки флоэмы и отличаются от обычных спутников большей величиной, обилием плазмодесм и особым лабиринтом эндоплазматической сети (табл. I, *б*). Лабиринт эндоплазматической сети очень подвижен, отражая активность везикулярной секреции в ситовидную трубку. В ассоциации с изменениями лабиринта эндоплазматической сети плазмодесмы многократно ветвятся внутри клеточной оболочки (Гамалей, 1990). Некоторые из них как будто даже могут возникать вторично (Volk et al., 1996; Turgeon, 1996). Располагаясь симметрично на флангах флоэмы, спутники такого типа придают поперечному сечению пучка характерную крестообразную форму (табл. I, *а*). Соотношение ситовидных трубок и спутников в таких пучках — один к одному. Наличие в терминальной флоэме спутников типа intermediary cells стало главным диагностическим признаком для отнесения растений к симпластной группе (Gamalei, 1989, 1991; Turgeon et al., 1993; Flora, Madore, 1996; Turgeon, 1996).

Тип 2. Клетки-спутники диаметрально противоположной структуры были описаны как transfer cells (Pate, Gunning, 1969, 1972) для терминальной флоэмы 22 семейств двудольных. Справедливости ради следует отметить, что на отдельных видах растений они описывались и раньше в нескольких работах (Wark, 1965; Ziegler, 1965). Их отличительный признак — апопластный лабиринт из выростов («протуберанцев») клеточной стенки (табл. II, *б*). J. Pate, B. Gunning (1969, 1972) ставили целью выяснить встречаемость клеток с апопластным лабиринтом в разных тканях и систематических группах растений. Сравнение терминалей этого типа с предыдущим было невозможно, второй тип спутников (intermediary cells) тогда еще не был известен. Позже, после обнаружения и анализа столь существенных различий intermediary cells и transfer cells (спутников открытого и закрытого типов: Гамалей, 1974), на их основе были описаны особенности загрузки флоэмы у симпластных и апопластных растений (Гамалей, 1974; Курсанов, 1976). В ходе дополнительных исследований, проведенных специально со сравнительными целями, список Pate, Gunning для двудольных растений удалось расширить всего на 4 семейства (Gamalei, 1989, 1991; Гамалей, 1990). Одновременно удалось показать, что эта группа объединяет главным образом травянистые виды, доминирующие в степных флорах. Спутники типа transfer cells стали использоваться как главный диагностический признак при опознании растений продвинутой апопластной группы (Gamalei, 1989, 1991; Turgeon et al., 1993). В отличие от терминалей предыдущего типа, где каждая ситовидная трубка имеет один спутник (intermediary cells), в пучках с transfer cells каждая ситовидная трубка часто имеет пару симметричных спутников, расположенных по обе стороны от нее, т. е. соотношение ситовидная трубка/спутник ближе к 1/2 (табл. II, *а*). Блоки из ситовидной трубки и 2 спутников располагаются несколькими рядами, разделенными между собой клетками флоэмной паренхимы (рис. 2, *г*; табл. II, *а*). У представителей некоторых семейств последние тоже могут иметь апопластный лабиринт (transfer cells, type B; Pate, Gunning, 1969, 1972). Расположение апопластного лабиринта и плазмодесм в клетках флоэмной паренхимы прямо противоположно тому, которое описано для спутников (табл. II, *а*). На этом основании предполагается разнонаправленный транзит через клетки-спутники и клетки флоэмной паренхимы: загрузочный через первые и разгрузочный через вторые (Sjutkina et al., 1996).

Конфигурация и ультраструктура флоэмы в пучках этих групп растений столь различны, что именно признаки флоэмы были заложены первоначально в данную типологию (Гамалей, Пахомова, 1983а, б, 1984). И сейчас, когда блок типологических признаков значительно расширен, они остаются ведущими в ходе диагностики типов у новых групп растений, вовлекаемых в сравнительные исследования.

Околопучковая паренхима

Внимание к типам околопучковой паренхимы возникло вместе с осознанием того, что процессы разгрузки ксилемы и загрузки флоэмы в листьях детерминированы не столько клетками пучков, сколько клетками окружающей их паренхимы. В ней иссякает ксилемный поток, в ней же стартует флоэмный. Новый подход отразился в появлении новых терминов: паренхимный транспорт (Курсанов, 1976), пре- и постксилемный и флоэмный транспорт (Fisher, Oparka, 1996; Patrick, Offler, 1996), паренхимная периферия транспортной системы (Гамалей, 1997). Одновременно начал разворачиваться сравнительный анализ структуры и функций паренхимных клеток, ассоциированных с пучками. Различия обнаружились сразу же и на материале тех же групп растений (Gamalei et al., 1999).

Тип 1. В группе симпластных растений околопучковая паренхима представлена так называемой паренхимной обкладкой пучков (табл. I, *а*). У некоторых видов она расширена в виде радиальных относительно пучков продолжений обкладки. По структуре и функционированию эти клетки близки к клеткам мезофилла. Они имеют сравнимое с ними число хлоропластов такого же структурного развития. Их отличительные признаки от клеток палисадной и губчатой паренхимы: сходное с клетками флоэмы обилие плазмодесм на всех клеточных стенках, и особенно на стенке, обращенной к флоэме; поляризация клеточной структуры — центрифугальное расположение пластид и центрипетальное вакуолей относительно пучков; обратимые изменения поляризации в ответ на колебания интенсивности транспортных процессов во флоэме; бóльшие относительно других клеток мезофилла транспортная и регуляторная функции, выраженные в большем объеме запасов крахмала в хлоропластах и растворимых углеводов в вакуоли (табл. I, *а*). Оболочки клеток паренхимной обкладки, так же как и самих пучков, у этих растений обычно имеют довольно высокое содержание суберина и лигнина, образующих апопластные барьеры, препятствующие загрузке флоэмы ассимилятами через апопласт (Гамалей, 1997).

Тип 2. Для этой группы растений характерна околопучковая паренхима совсем иной структуры и происхождения (табл. II, *а*). Эта ткань впервые была описана более ста лет назад на нескольких видах *Fabaceae* как особый средний слой мезофилла, лежащий между жилками («mittelschicht»: Coester, 1894). Ее описание с указанием специфичности для сем. *Fabaceae* есть в книге H. Solereder (1908), материалы взяты из того же источника (Coester, 1894). После внедрения электронной микроскопии в анатомию ткань вторично открыта на листьях *Glycine max* (L.) Merr. и описана как сеть межпучковых сильно вакуолизированных клеток с низким содержанием хлоропластов (Fisher, 1967). В работе D. Fisher (1967), не знавшего, видимо, о предшественниках, ткани дано новое название — «paraveinal parenchyma» (на русском языке более точным по смыслу переводом является «межпучковая паренхима»). Публикацией Fisher были инициированы более детальные ее ультраструктурные исследования на том же объекте (Weston, Cass, 1973; Franceschi, Giaquinta, 1983a, b; Klauer et al., 1996; Klauer, Franceschi, 1997). В последнее десятилетие показано, что такая же межпучковая паренхима характерна для многих видов *Fabaceae*, включая *Caesalpiniaceae* и *Mimosaceae* (Lersten, Curtis, 1993; Brubaker, Lersten, 1995; Klauer et al., 1996), *Boraginaceae* (Гамалей, 1990), *Asteraceae* (Lersten, Brubaker, 1989; Гамалей, 1990), *Oxalidaceae* (*Oxalis*: Lersten, Curtis, 1993). Предпринятое нами еще более обширное обследование на предмет ее выявления показало, что эта ткань или отдельные клетки такой специализации представлены у всей группы растений, обозначенных ранее как «апопластные» (растения с загрузкой ассимилятов во флоэму через апопласт). Особенно ярко межпучковая паренхима выражена у продвинутой части представителей этой группы, имеющих во флоэмных комплексах спутники с апопластным лабиринтом (transfer cells).

По происхождению ткань относится к тому же инициальному слою пластинчатой меристемы, из клеток которого развиваются проводящие пучки. Зрелая структура межпучковой паренхимы таксоноспецифична. Для изученных апопластных растений нами описаны следующие ее варианты: а) монослойная межпучковая сеть из вытянутых и нерегулярных по форме, сильно вакуолизированных паренхимных клеток с низким содержанием хлорофилла (*Fabaceae*, *Geraniaceae*); б) ткань из таких же клеток, но по топографии напоминающая описанную выше пучковую обкладку (*Asteraceae*); в) обкладка и монослойная межпучковая сеть из одинаковых клеток (*Asteraceae*, *Fabaceae*); г) радиальная сеть таких же клеток, расходящихся лучами от пучков (*Boraginaceae*) и д) диффузная паренхима из аналогичных отдельных клеток, ассоциирующихся в той или иной степени с пучками (*Solanaceae*, *Brassicaceae*).

Структурные и биохимические отличия клеток межпучковой паренхимы от окружающих клеток палисадной и губчатой паренхимы: минимальное по числу и величине содержание хлоропластов, отсутствие или минимальный объем крахмала в них, очень сильная вакуолизация (табл. II, *а*), низкое содержание углеводов и довольно высокое содержание азотистых соединений в вакуолях (Franceschi, Giaquinta, 1983a, b; Klauer et al., 1996; Klauer, Franceschi, 1997). Применение флуоресцентной микроскопии вскрыло различие этих клеток и клеток мезофилла по содержанию хлорофилла: сеть клеток межпучковой паренхимы имеет очень низкую автофлуоресценцию в хлорофилльном диапазоне и может вообще ее не обнаруживать. Попытки обнаружить гистохимическими и флуоресцентными методами апопластные барьеры из суберина и лигнина, такие же, как у симпластных растений, для этой группы растений успехом не увенчались. В отличие от клеток обкладки симпластных растений форма клеток околопучковой паренхимы апопластных растений менее регулярная: вытянутая, лопастная, амебоидная, сетевая. Клетки распластаны между пучками в паравейнальной плоскости или расходятся от них радиальными лучами, между собой связаны группами плазмодесм.

Функциональные различия

Терминальные пучки и окружающая их паренхима у обеих групп растений несут одни и те же функции разгрузки ксилемы и загрузки флоэмы (табл. 1). Но, как выше показано, структура их различается очень сильно. Эти различия, скорее всего, очень просты и объяснимы расположением клеток относительно транспортных потоков.

Тип 1. Для него специфичны спутники открытого типа (intermediary cells) и клетки паренхимной обкладки пучков (см. выше). И те, и другие лежат на симпласт-

ТАБЛИЦА 1

Структурно-функциональные различия симпластных и апопластных растений
(по: Gamalei et al., 1999)

Группы растений	Структурно-функциональный синдром			
	Структурные различия		Функциональные различия	
	Околопучковая паренхима	Клетки-спутники	Разгрузка ксилемы	Загрузка флоэмы
«Симпластные» виды	Обкладка пучков	Открытого типа Intermediary cells	Апопластная	Симпластная
«Апопластные» виды	Межпучковая паренхима	Закрытого типа Transfer cells	Симпластная	Апопластная

ном пути из мезофилла во флоэму. Вдоль этого пути увеличивается число плазмодесм (градиент симпластических связей) и повышается содержание ассимилятов (градиент крахмалонакопления) (рис. 3, *а*). Максимальное содержание крахмала свойственно клеткам обкладки, последним в ряду клеток, контролирующих соотиошение между запасанием и оттоком ассимилятов во флоэму. Судя по распределению плазмодесм и крахмала, клетки паренхимной обкладки ассоциированы скорее с клетками флоэмы, чем с клетками ксилемы. И по позиции в симпластном домене, и по составу вакуолярного эксудата они занимают промежуточное положение между клетками мезофилла и флоэмы, что и отражено в их названии. Внепучковое положение не позволяет их отнести к клеткам флоэмной паренхимы, но по функциональной специализации (транспортной и запасающей) они очень близки к ним, так же как, впрочем, и к клеткам мезофилла. В спутниках открытого типа, имеющих максимальное число плазмодесменных связей на стороне, обращенной к клеткам обкладки, в связи с ассимилятным транзитом по симпласту развивается эндоплазматический лабиринт (табл. I, *б*). Подвижность его формы согласована с везикулярной секрецией эксудата в ситовидную трубку, подавление и восстановление оттока путем наложения и снятия холодной манжеты на черешок листа немедленно отражается на структуре эндоплазматической сети (Гамалей, Пахомова, 2000; Gamalei et al., 2000). Апопласт у этой группы растений свободен от фотосинтатов. Измерения концентрации сахаров в апопласте симпластных растений показали, что их содержание в апопласте близко к нулю, оно не увеличивается даже под блокадой оттока (Voitsekhovskaja et al., 2000). Все авторы, начиная с G. Haberlandt (1924), оценивают клетки обкладки пучков и клетки-спутники типа intermediary cells по функциональной специфике как транзитные между мезофиллом и флоэмой, т. е. контролирующие загрузку флоэмы. Современные структурные и биохимические данные также свидетельствуют о том, что у этой группы растений ксилемный эксудат распределяется в паренхиме листа по апопласту, а флоэма загружается по межклеточной эндоплазматической сети («симпласту») (табл. 1).

Тип 2. Спутники закрытого типа (transfer cells), характерные для апопластной группы растений, тоже лежат на пути из мезофилла во флоэму, но не имеют плазмодесменных связей с мезофиллом. Поэтому они могут загружаться ассимилятами только из апопласта, с чем и связано развитие в них апопластного лабиринта (табл. II, *б*). Показано, что изменения интенсивности потока фотосинтатов влияют на степень развития апопластного лабиринта в transfer cells так же, как на степень развития эндопластного лабиринта в intermediary cells (Гамалей, Пахомова, 2000). В отличие от симпластных у апопластных растений содержание фотосинтатов в апопласте очень высокое, фотосинтетические паузы и блокада оттока вызывают и многократные изменения концентрации сахаров в апопласте (Voitsekhovskaja et al., 2000), и соответствующие им трансформации апопластного лабиринта (Гамалей, Пахомова, 2000; Gamalei et al., 2000). Загруженность апопласта фотосинтатами должна препятствовать распределению ксилемного эксудата по апопласту. Как

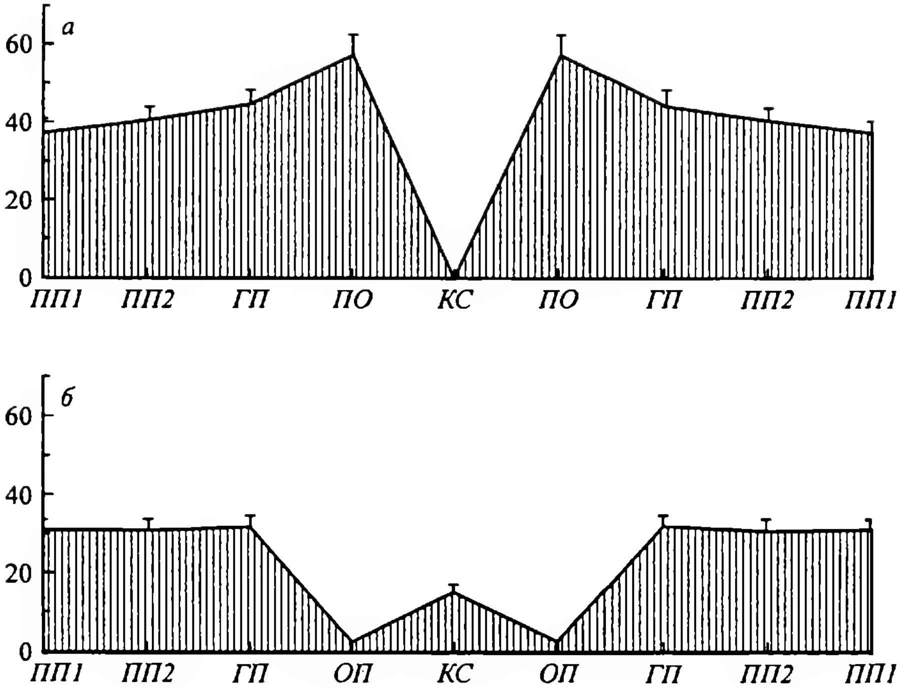


Рис. 3. Пучково-центрические градиенты распределения крахмала в листовой паренхиме симпластных (*а*, *Lamium album*) и апопластных (*б*, *Zinnia elegans*) растений.

По осям абсцисс — клеточный ряд: *ПП1* — первый слой палисадной паренхимы, *ПП2* — второй слой палисадной паренхимы, *ГП* — губчатая паренхима, *ПО* — паренхимная обкладка, *ОП* — околопучковая (межпучковая) паренхима, *КС* — клетки-спутники ситовидных элементов. По осям ординат — содержание крахмала в хлоропласте, %.

происходит разгрузка ксилемы в листьях этой группы растений? Этот вопрос теперь полностью снят обнаружением специализированной межпучковой паренхимы в листьях апопластных растений. Несмотря на внепучковое положение, ткань кажется более сходной с ксилемной паренхимой, чем с клетками мезофилла. Об этом свидетельствуют ее пространственная ассоциация с ксилемной частью пучков (табл. II, *а*), сильная вакуолизация клеток и высокая концентрация в вакуолях веществ, свойственных ксилемному эксудату (Klauer et al., 1996). Флуоресцентные красители при введении в ксилему в короткий срок аккумулируются в клетках межпучковой паренхимы (неопубликованные данные Dr. R. Heyser и автора). Судя по аккумуляции красителей, к этому же типу могут относиться клетки, лежащие между флоэмными комплексами, которые до сих пор всегда описывались как клетки флоэмной паренхимы (Esau, 1969) или «transfer cells, type B» (Pate, Gunning, 1969). По происхождению (на чем основан термин K. Esau) они несомненно относятся к флоэмной паренхиме, но по функциональному значению могут сочетать в себе специфику клеток ксилемной и флоэмной паренхимы. «Transfer cells, type B», по данным тех же авторов (Pate, Gunning, 1972), более свойственны клеткам ксилемной паренхимы, чем флоэмной. Наличие множества плазмодесм между всеми клетками межпучковой паренхимы, включая и внутрипучковые «transfer cells, type B», показывает, что, попав в эндоплазматическую (вакуолярную) сеть, ксилемный эксудат распространяется по ней через плазмодесмы, т. е. по «симпласту» в пределах этой ткани. И наоборот, анализ содержания сахаров в вакуолях клеток межпучковой паренхимы и крахмала в их пластидах показал, что они свободны от фотосинтатов у этой группы растений. В отличие от клеток мезофилла эти клетки почти не содержат крахмала, даже находясь между мезофиллом и флоэмой (рис. 3, *б*), их вакуолярный эксудат имеет очень низкое содержание сахаров (Klauer et al., 1996). Заключение очевидно. Компартментация транспортных потоков в листьях апопластных растений прямо противоположна той, которая существует у симпластных растений: ксилема разгружается по вакуолярной сети и плазмодесмам межпучковой паренхимы, а флоэма загружается из апопласта (табл. 1).

Оба диаметрально противоположных варианта структуры (типы 1 и 2) обеспечивают раздельную компартментацию углеводного и азотного потоков в паренхиме и в этом смысле одинаково функционально эффективны. Подтверждением этому могут быть данные о соизмеримо высоком фотосинтетическом потенциале листьев обеих групп растений, симпластных и апопластных, несмотря на их принадлежность к древесным и травянистым жизненным формам (Гамалей, 1998).

Таксономическое распределение типов

В ходе сравнительных исследований довольно быстро выяснилось, что группы семейств, которым свойственны терминальные пучки, клетки-спутники и околопучковая паренхима вышеописанных типов обладают одним общим свойством: и та и другая группа составлены из семейств, занимающих довольно высокое положение в системе двудольных растений (табл. 2). В каждом из 4 продвинутых подклассов двудольных, в которых встречаются оба типа (*Dilleniidae*, *Rosidae*, *Cornidae*, *Lamiidae*), они представлены одним или несколькими семействами, занимающими самую продвинутую позицию в подклассе. Иными словами, оба типа действительно могут интерпретироваться как вершины эволюции в каждом из направлений (рис. 1). Каждый из них вырастает из соответствующего, предшествовавшего ему в эволюции примитивного (анцестрального) типа.

Векторный характер смены примитивных типов на продвинутые может быть легко проиллюстрирован на примере любой филогенетической линии в каждом из подклассов двудольных (табл. 2). Эта тенденция является общей вследствие определенного параллелизма эволюционного развития терминальных пучков в подклассах. Анализ их встречаемости внутри подклассов ясно показывает, что диапазон специализации в ходе эволюции был не так уж велик: из большого анцестрального разнообразия структуры еще неустоявшихся типов в основании системы на верхних ее уровнях выкристаллизовались 2 продвинутых, высокоспециализированных и стабильных типа. Несмотря на противоположную компартментацию транспортных потоков (табл. 1), оба они являются равно эффективными в функциональном отношении. Поскольку транспортная система растений является двухканальной (ксилема/флоэма и симпласт/апопласт), число типов терминалей, способных обеспечить высокую эффективность обмена, ограничено всего 2 вариантами. Путь к ним в каждом из подклассов был сложным, длительным, с большим числом в той или иной степени выраженных промежуточных вариантов, но финал оказался практически одинаков — доминирование того или другого из типов или обоих в продвинутых таксонах (табл. 2). Третьего, столь же эффективного, варианта в пределах дорсивентральной анатомии не дано по исходным условиям. Если эти типы и отличаются в параллельных филогенетических линиях разных подклассов, то очень незначительными деталями. Более подробные данные о становлении обоих продвинутых типов терминалей — симпластного и апопластного — в каждом из подклассов двудольных предполагается представить в серии последующих публикаций.

В ходе сравнительных исследований автор постоянно руководствовался систематическими разработками А. Л. Тахтаджяна. Написанию обзора предшествовало обсуждение этой темы с коллегами-флоэмологами — А. Л. Курсановым, H. Ziegler, R. Heyser, W. Eschrich, V. Franceschi, J. Pate. Автор рад возможности всем им выразить свою глубокую признательность. Часть собственных исследований была выполнена при поддержке грантами российских и немецких научных фондов.

ТАБЛИЦА 2

Дивергентная эволюция терминальных пучков листа двудольных растений. Характер распределения семейств с продвинутыми типами пучков (1B и 2B) и их предшественниками (1A и 2A) в подклассах двудольных (Takhtajan, 1997)

Тип 1 (симпластный синдром) **Тип 2 (апопластный синдром)**

MAGNOLIIDAE

1B	2B
1A (0) *Lauraceae* *Piperaceae* *Aristolochiaceae* *Annonaceae* *Illicaceae* *Winteraceae* *Magnoliaceae*	2A

NYMPHAEIDAE

1B	2B
1A	2A *Nymphaeaceae*

NELUMBONIDAE

1B	2B
1A	2A *Nelumbonaceae*

RANUNCULIDAE

1B	2B
1A *Papaveraceae* *Paeoniaceae* *Berberidaceae* *Nandinaceae*	2A *Ranunculaceae*

CARYOPHYLLIDAE

1B	2B *Plumbaginaceae*
1A	2A *Polygonaceae* *Chenopodiaceae* *Caryophyllaceae* *Portulacaceae* *Aizoaceae* *Nictoginaceae* *Phytolacaceae*

HAMAMELIDIDAE

1B *Juglandaceae*	2B
1A *Betulaceae* *Corylaceae* *Fagaceae* *Platanaceae* *Buxaceae* *Hamamelidaceae*	2A

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип 1 (симпластный синдром)	**Тип 2 (апопластный синдром)**

DILLENIIDAE

1B *Cucurbitaceae*	2B
Ebenaceae	*Tamaricaceae*
Clusiaceae	*Primulaceae*
Hypericaceae	*Cistaceae*
1A *Salicaceae*	2A *Resedaceae*
Malvaceae	
Tiliaceae	*Brassicaceae*
Sapotaceae	
Urticaceae	
Ericaceae	*Begoniaceae*
Clethraceae	
Theaceae	*Euphorbiaceae*
Dilleniaceae	*Violaceae*

ROSIDAE

1B *Vitaceae*	2B
Combretaceae	
Onagraceae	*Balsaminaceae*
Myrtaceae	*Linaceae*
Meliaceae	*Geraniaceae*
Rutaceae	*Faboideae*
Celastraceae	*Mimosoidae*
1A *Aceraceae*	2A *Caesalpinioideae*
Sapindaceae	
Lythraceae	
Santalaceae	*Tropaeolaceae*
Rhamnaceae	*Zygophyllaceae*
Grossulariaceae	*Nitrariaceae*
Rosaceae	*Rosaceae*
Proteaceae	
Saxifragaceae	*Saxifragaceae*

CORNIDAE

1B	2B
Hydrangeaceae	*Valerianaceae*
Viburnaceae	*Dipsacaceae*
Caprifoliaceae	
1A *Eucommiaceae*	2A *Araliaceae*
Garryaceae	*Apiaceae*
Cornaceae	
Davidiaceae	

ASTERIDAE

1B	2B *Asteraceae*
1A	2A *Lobeliaceae*
	Campanulaceae

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип 1 (симпластный синдром) **Тип 2 (апопластный синдром)**

LAMIIDAE

1B	*Lamiaceae* *Verbenaceae* *Acanthaceae* *Gesneriaceae* *Bignoniaceae* *Buddleiaceae* *Scrophulariaceae* *Oleaceae* *Rubiaceae*	2B	*Scrophulariaceae* *Boraginaceae* *Polemoniaceae* *Rubiaceae* *Plantaginaceae*
1A	*Loasaceae* *Apocynaceae*	2A	*Convolvulaceae* *Solanaceae* *Gentianaceae*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В. Симпластические связи в мелких жилках *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 980—988.

Гамалей Ю. В. Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Физиол. раст. 1985. Т. 32. Вып. 5. С. 866—875.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. СПб., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Надклеточная организация растений // Физиол. раст. 1997. Т. 44. Вып. 6. С. 819—846.

Гамалей Ю. В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиол. раст. 1998. Т. 45. Вып. 4. С. 614—641.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии; II. Таксономическое распределение основных типов; III. Структура, функции, эволюция // Бот. журн. 1983а. Т. 68. № 3. С. 287—301; 1983б. Т. 68. № 4. С. 428—440; 1984. Т. 69. № 9. С. 1159—1166.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Динамика транспорта и запасания углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиол. раст. 2000. Т. 47. № 1. С. 120—141.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Сюткина А. В., Гамалей Ю. В. Структурно-функциональные особенности растений Арктики: широтное распределение видов по типам терминальной флоэмы // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 54—69.

Bailey I. W. Investigations on the phylogeny of the angiosperms // Bot. Gaz. 1914. Vol. 58. P. 36—60.

Batashev D. R., Pakhomova M. V., Syutkina A. V., Gamalei Y. V. Ancestral types of terminal phloem in the leaves of dicots // Intern. Conf. Assim. Trans. Partit. Newcastle, Australia, 1999. P. 110.

Brubaker C. L., Lersten N. R. Paraveinal mesophyll: review and survey of the subtribe *Erythrininae* (*Phaseoleae*, *Papilionoideae*, *Leguminosae*) // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 196. P. 31—62.

Coester C. Ueber die anatomischen Charaktere der Mimoseen: Diss Friedrich-Alexander-Univer., Erlangen, 1894.

Esau K. Vascular differentiation in plants. New York, 1965. 324 p.

Esau K. The phloem. Encyclopedia of plant anatomy. Berlin, 1969. 505 p.

Fischer A. Untersuchungen über das Siebröhren — System der Cucurbitaceen. Berlin, 1884. 57 S.

Fischer D. B. An unusual layer of cells in the mesophyll of the soybean leaf // Bot. Gaz. 1967. Vol. 128. P. 215—218.

Fischer D. B., Oparka K. J. Post-phloem transport: principles and problems // J. Exp. Bot. 1996. Vol. 47. N 294. P. 1141—1154.

Flora L. L., Madore M. Significance of minor-vein anatomy to carbohydrate transport // Planta. 1996. Vol. 198. P. 171—178.

Franceschi V. R., Giaguinta R. T. The paraveinal mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. I. Ultrastructure and histochemistry during vegetative development // Planta. 1983a. Vol. 157. P. 411—421.

Franceschi V. R., Giaguinta R. T. The paraveinal mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. II. Structural, metabolic and compartmental changes during reproductive growth // Там же. 1983b. P. 422—431.

Gamalei Y. V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. 1989. Vol. 3. N 2. P. 96—110.

Gamalei Y. V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. 1991. Vol. 5. N 1. P. 50—64.

Gamalei Y. V., Sjutkina A. V. Structural types and ecophysiology of terminal phloem in plant species of steppes and deserts // Intern. Conf. Assim. Partit. Newcastle, Australia, 1999. P. 109.

Gamalei Y. V., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. et al. Carbohydrate transport and storage in leaf tissues of dicots // Там же. 1999. P. 111.

Gamalei Y. V., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V., Voitsekhovskaja O. V. Compartmentation of assimilate fluxes in leaves. I. Ultrastructural responses of mesophyll and companion cells to the alteration of assimilate export // Plant Biol. 2000. Vol. 1. P. 98—106.

Geiger D. R., Koch K. E., Shien W.-J. Effect of environmental factors on whole plant assimilate partitioning and associated gene expression // J. Exp. Bot. 1996. Vol. 47. N 294. P. 1229—1238.

Haberlandt G. Physiologische Phlanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.

Klauer S. F., Franceschi V. R., Ku M. S. B., Zhang D. Identification and localization of vegetative storage proteins in legume leaves // Am. J. Bot. 1996. Vol. 83. N 1. P. 1—10.

Klauer S. F., Franceschi V. R. Mechanism of transport of vegetative storage proteins to the vacuole of the paraveinal mesophyll of soybean leaf // Protoplasma. 1997. Vol. 200. P. 174—185.

Koch K. E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1996. Vol. 47. P. 509—540.

Lersten N. R., Brubaker C. L. Paraveinal mesophyll, and its relationship to vein endings, in *Solidago canadensis* (*Asteraceae*) // Canad. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 1429—1433.

Lersten N. R., Curtis J. D. Paraveinal mesophyll in *Calliandra tweedii* and *C. emarginata* (*Leguminosae*; *Mimosoideae*) // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. N 5. P. 561—568.

Magendans J. F. C. Anatomy of vein endings in *Hedera* leaves: influence of dry and wet conditions // Wageningen Univ. Papers. 1983. Vol. 83. P. 1—33.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Vol. II. Oxford, 1983. 297 p.

Pate J. S. Xylem-to-phloem transfer — vital component of the nitrogen-partitioning system of a nodulated legume // Phloem transport / Ed. by J. Cronshaw, W. J. Lucas, R. T. Giaguinta. New York, 1986. Vol. 1. P. 445—462.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in angiosperm leaves — a taxonomic and morphological survey // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135—156.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Transfer cells // Annu. Rev. Plant Physiol. 1972. Vol. 23. P. 173—196.

Patrick J. W., Offler C. E. Post-sieve element transport of photoassimilates in sink regions // J. Exp. Bot. 1996. Vol. 47. N 294. P. 1165—1177.

Siebke K., Weis E. Assimilation images of leaves of *Glehoma hederacea*: the topography of photosynthetic oscillations // Planta. 1996. Vol. 198. P. 216—234.

Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons: A handbook for laboratories of pure and applied botany. Oxford, 1908. 858 p.

Sjutkina A. V., Gamalei Y. V. Structural types and ecophysiology of terminal phloem in plant species of taiga and tundra // Intern. Conf. Assim. Trans. Partit. Newcastle, Australia, 1999. P. 264.

Sjutkina A. V., Pakhomova M. V., Batashev D. R., Gamalei Y. V. Location of the cell wall ingrowths in leaf minor veins in relation to the direction of transport fluxes // Abstr. 10th FESPP Congr. Florence, 1996. P. 178.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997.

Turgeon R. Phloem loading and plasmodesmata // Trends Plant Sci. 1996. Vol. 1. N 12. P. 418—423.

Turgeon R., Webb J. A., Evert R. F. Ultrastructure of minor veins in *Cucurbita pepo* leaves // Protoplasma. 1975. Vol. 83. P. 217—232.

Turgeon R., Beebe D. U., Gowen E. The intermediary cell: minor-vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the *Scrophulariaceae* // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446—456.

Van Bel A. J. E. Carbohydrate processing in the mesophyll trajectory in symplastic and apoplastic phloem loading // Progr. Bot. 1966. Vol. 57. P. 140—167.

Voitsekhovskaja O. V., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. et al. Compartmentation of assimilate fluxes in leaves. II. Apoplastic sugar levels in leaves of plants with different companion cell types // Plant Biol. 2000. Vol. 2. N 1. P. 107—112.

Volk G. M., Turgeon R., Beebe D. U. Secondary plasmodesmata formation in the minor-vein phloem of *Cucumis melo* L. and *Cucurbita pepo* L. // Planta. 1996. Vol. 199. P. 425—432.

Wark M. C. Fine structure of the phloem of *Pisum sativum*. II. The companion cell and phloem parenchyma // Austral. J. Bot. 1965. Vol. 13. P. 185—193.

Weston G. D., Cass D. D. Observations of the development of the paraveinal mesophyll of soybean leaves // Bot. Gaz. 1973. Vol. 134. P. 232—235.

Ziegler H. Die Physiologie pflanzlicher Drüsen // Ber. Deut. Bot. Ges. 1965. Bd 78. S. 466—477.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 I 2000

SUMMARY

Comparative research of leaf minor veins and paraveinal parenchyma by means of LM and TEM started a quarter century ago. As a result, the typology of these tissues and database for 2500 species representing most subclasses, orders and families of dicots were created. It was shown that divergent evolution of vascular system during trees and herbs phylogeny had led to the formation of two models of mesophyll transport ring and two types of minor veins and paraveinal parenchyma correspondingly. Both are equally advances and specialised types. Structural, functional and developmental specificity of them are described as well as the pathways of solute exchange between xylem, phloem and mesophyll. Functionally, these types differ in the role of the symplast and apoplast in xylem unloading and phloem loading: the fluxes of transporting ring are oppositively compartmentated. The distribution of both types and their evolutionary precursors in the system of flowering plants is analysed.

УДК 582.4

© А. П. Меликян, А. В. Ф. Ч. Бобров

МОРФОЛОГИЯ ЖЕНСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ И ОПЫТ ПОСТРОЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ПОРЯДКОВ *PODOCARPALES*, *CEPHALOTAXALES* И *TAXALES*

A. P. MELIKIAN, A. V. F. CH. BOBROV. MORPHOLOGY OF FEMALE REPRODUCTIVE STRUCTURES AND AN ATTEMPT OF THE CONSTRUCTION OF PHYLOGENETIC SYSTEM OF ORDERS *PODOCARPALES, CEPHALOTAXALES* AND *TAXALES*

Исследованы морфология женских фруктификаций, анатомия, ультраструктура и ультраскульптура семенных покровов более 150 видов из всех узко понимаемых родов ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых. Реконструированы основные направления морфологических преобразований женских репродуктивных органов и сформулированы критерии архаичности — специализации их структуры в пределах порядков *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales*. Определен таксономический вес морфологических и анатомических признаков строения женских фруктификаций. На основании оригинальных материалов с использованием данных о строении вегетативных и мужских репродуктивных органов предложена гипотеза о филогенетической связи изученных групп с семенными папоротниками и высказано предположение о систематической самостоятельности ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых в статусе порядков класса *Podocarpopsida* class. nov. Создана новая система, охватывающая все таксоны, традиционно включаемые в состав ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых. На основании особенностей структуры женских репродуктивных органов с учетом специфичных признаков вегетативной и мужской репродуктивной сфер описаны новые таксоны — роды, семейства и порядки.

Ключевые слова: система, филогения, голосеменные растения, *Podocarpopsida*.

Современные достижения филогенетической систематики магнолиофитов впечатляют. При построении общей системы покрытосемениых и ревизиях отдельных групп широко используются интегрированные данные всех ботанических дисциплин — от классической морфологии до молекулярной генетики, что позволяет все ближе подходить к созданию истинно филогенетической системы цветковых (Cronquist, 1988; Takhtajan, 1997). Совершенно иная ситуация складывается с голосеменными растениями. Отсутствуют общепринятые представления о ранге и объеме группы, ставится под обоснованное сомнение само единство отдела *Pinophyta* s. l. (=*Gymnospermae*), не разработаны взгляды на основные направления эволюции голосеменных, не полностью определен таксономический вес признаков строения их вегетативных и репродуктивных органов. Исследования голосеменных носят фрагментарный, выборочный характер как в отношении объектов, так и по применяемым методам. Настоящая работа является кратким изложением основных результатов многолетнего изучения морфологии женских репродуктивных органов представителей 3 порядков голосеменных — *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales*, анатомии, ультраструктуры и ультраскульптуры их семян. На основании оригинальных исследований женских фруктификаций более 150 видов из всех узко понимаемых родов ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых, используя литературные данные о строении их вегетативных и мужских репродуктивных органов, мы предприняли попытку реконструировать филогенетические связи и создать новую систему указанных групп *Gymnospermae*.

Примерно в начале XX в. формулируются 2 основные концепции о направлении структурных преобразований женских репродуктивных органов в порядках *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* и основанные на них представления о филогении этих групп хвойных. Первая точка зрения сформулирована W. Stiles (1912) и заключается в признании филетического единства ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых с прочными *Coniferae*. Основанием для подобного утверждения является предложенная Stiles схема эволюции женских фруктификаций *Podocarpaceae* s. l., в которой за исходный принимается план строения типичной шишки хвойных, а от последнего и производятся различными путями 2 основных типа строения органов семяношения ногоплодниковых: одиночные терминальные семена *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. s. l., *Acmopyle* Pilg. etc., а также более или менее компактные стробилы *Saxe-Gothaea* Lindl., *Microcachrys* Hook. ex Hook. fil., *Microstrobos* Gard. et L. A. S. Johns. Построения Stiles разделяют многие ботаники и часто распространяют эти взгляды на тиссовые и *Cephalotaxus* (Sinnott, 1913; Тахтаджян, 1956; Chamberlain, 1966; Miller, 1988; Page, 1990). Перечисленные авторы признают гомологичность эпиматия и ариллуса семенной чешуе хвойных, основанную на общности «функции семяношения» названных структур. Противоположную позицию в вопросах определения морфологической природы ариллуса и эпиматия, о направлении эволюционных преобразований женских репродуктивных органов *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* и соответственно о филогении всех 3 названных групп голосеменных занимали многие авторы начала века (Worsdell, 1900; Oliver, 1903; Coulter, Chamberlain, 1917; Dupler, 1920; de Haan, 1920), которые устанавливали различные гомологии для эпиматия и/или ариллуса и полагали, что филогенетический ствол ногоплодниковых—головчатотиссовых—тиссовых независим от истинных шишконосных. Данная точка зрения находит немного сторонников среди современных ботаников (Janchen, 1959; Nemejc, 1959; Чавчавадзе, 1979). С публикаций B. Sahni (1920a, b) и A. Pulle (1938) начинается новый, «разделительный», этап изучения *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales*; с течением времени 3 группы отделяются друг от друга в разных комбинациях и, как правило, за *Taxaceae* s. l. признается изолированное положение (основанное на своеобразии строения женских репродуктивных органов), тогда как *Podocarpaceae* s. l. включаются обычно в состав хвойных наряду с *Araucariaceae*, *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Sciadopityaceae* и *Cupressaceae* (Florin, 1951, 1954; Sporne, 1967). При этом перечисленные авторы сближают *Cephalotaxus* либо с тиссовыми, либо с подокарповыми. Особую позицию занимает H. Gaussen (1970, 1973, 1979), обособляющий от истинных шишконосных и *Podocarpaceae* s. l., и *Taxaceae* s. l., но сохраняющий *Cephalotaxaceae* в составе *Coniferae*. В современной ботанике преобладает концепция систематической и филогенетической близости ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых к настоящим хвойным, основанная на морфологическом параллелизме в структуре вегетативных органов, а также на недостаточной изученности фруктификаций *Pinopsida* s. l.

Некоторые данные о собственно морфолого-анатомическом строении зрелых семян отдельных представителей *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* приведены в работах M. C. E. Bertrand (1878), F. W. Oliver (1903), E. W. Sinnott (1913), A. W. Dupler (1920), H. M. P. de Haan (1920), B. Sahni (1920a, b), B. Sahni, A. K. Mitra (1927), K. Schnarf (1937), H. Singh (1961), H. Keng (1969), A. R. A. Noel, S. van Staden (1976), C. J. Quinn (1982), P. B. Tomlinson et al. (1989). Все перечисленные авторы ограничиваются, как правило, описаниями анатомии семян нескольких видов, придерживаются различной степени детализации описания строения семенных покровов, что не позволяет им сделать веских сравнительно-анатомических, систематических и филогенетических обобщений, для которых детальное изучение семян дает богатую и значимую информацию. Литература об органогенезе семязачатков и семян представителей *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* весьма скудна. Описаны разнообразные способы заложения и развития семенных покровов у некоторых родов (Baillon, 1873; Oliver, 1903; Gibbs, 1912; Dupler, 1920; Sahni, Mitra, 1927; Saxton, 1934; Kemp, 1959; Singh, 1961; Quinn, 1982; Shi, Wang, 1989; Tomlinson et al., 1989, 1991; Stoffberg, 1991; Tomlinson, 1991, 1992, 1994), свидетельствующие против распространенных представлений о природе ариллуса и эпиматия.

В истории развития систематики подокарповых, головчатотиссовых и тиссовых показательна тенденция прогрессирующей дифференциации изначально монолитных таксонов, нашедшая отражение в публикациях S. Endlicher (1847), R. Pilger (1916, 1926), Y. Kudo, Y. Yamamoto (1931), T. Nakai (1938), А. Л. Тахтаджяна (1956, 1986), E. Janchen (1959), H. Gaussen (1973, 1974), P. Woltz (1986), C. N. Page (1990), B. P. J. Molloy (1995).

В наших исследованиях были использованы традиционные методики световой и сканирующей электронной микроскопии; материал для исследования был получен (преимущественно из мест естественного произрастания) из региональных гербариев (BLFU, BO, BRI, CHR, CR, HO, JAUM, LAE, NOU, NSW, PEL, PNH, QAME, SAN, SAR, SGO, SUVA, TAI, TAN, UKMB, YA, YUKU и др.). В результате исследований создан кодекс примитивности—специализации, определен таксономический вес признаков строения женских репродуктивных органов ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых; реинтерпретирована морфологическая природа некоторых структур женских фруктификаций этих групп, на основании чего пересмотрена их филогения и создана оригинальная система. Избранные результаты наших исследований изложены в ряде публикаций (Бобров, 1996б, 1997а, б, в, 1998, 1999, 2000; Меликян, Бобров, 1997а, б, 1998; Bobrov, 1997, 1999; Melikian, Bobrov, 1997; Бобров, Кострикин, 1998, 2000; Бобров, Меликян, 1998а, б; Bobrov, Kostrikin, 1999; Bobrov, Melikian, 1999; Bobrov, Romanov, 1999; Bobrov, Zhurov, 1999; Bobrov et al., 1999).

Результаты и обсуждение

Наши исследования позволяют разделить изученные таксоны по структуре семенных покровов на 5 групп: 1) с тестой и тегменом, 2) с эпиматием — гомологом купулы — и тестой, 3) с ариллусом и тестой, 4) с саркотестой, 5) с тестой без мясистых тканей.

Морфологические признаки женских фруктификаций *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* чрезвычайно разнообразны: размеры семян варьируют от 1—3 мм (*Microstrobos*, *Saxe-Gothaea*) до 4—5 см (*Retrophyllum* C. N. Page); окраска колеблется от бледно-кремовой до почти черной; форма семян шарообразная, эллипсоидальная, грушевидная, линзовидная, тетраэдрическая. Положение семян на фертильном побеге также сильно варьирует у разных представителей: одиночные терминальные на неспециализированных (*Retrophyllum*, *Prumnopitys montana* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) de Laub.) или специализированных (*Prumnopitys ferruginea* (G. Benn. ex D. Don in Lamb.) de Laub., *Acmopyle*, *Dacrycarpus* (Endl.) de Laub., *Austrotaxus* Comp.) побегах (иногда последние редуцированы и занимают пазушное положение — *Taxus* L., *Nageia* Gaertn.) или в примитивных, олигосеменных мегастробилах (*Lagarostrobos* C. J. Quinn, *Microstrobos*, *Microcachrys*, *Saxe-Gothaea*).

Семенам исследованных растений свойственны 3 типа строения тесты. У битегмальных семян теста дифференцирована на экзо-, мезо- и эндотесту. Экзотеста состоит из эпидермы с устьицами и гиподермы. Паренхимная мезотеста содержит смоляные ходы (*Cephalotaxus* Siebold et Zucc. ex Endl., *Nageia motleyi* (Parl.) de Laub., *N. nagi* (Thunb.) O. Kuntze, *N. nankoense* (Hayata) A. V. F. Ch. Bobrov et Karpun, *N. formosense* (Dummer) C. N. Page, *Retrophyllum*), слизевые схизогенные (*Nageia wallichiana* (Presl) O. Kuntze, *N. maximus* (de Laub.) de Laub.) или лизигенные (*Torreya* Arn.) вместилища, либо в паренхимной тесте секреторные ткани редуцированы до отдельных смоляных клеток (*Amentotaxus* Pilg.) или абортированы вовсе (*Acmopyle*). Эндотеста состоит из слизевых клеток (*Cephalotaxus*, *Retrophyllum*), склереид (*Nageia motleyi*, *N. blumei* (Endl.) Gord.), флобафенсодержащих клеток (*N. wallichiana*, субтропические виды *Nageia*), к которым у *Acmopyle* добавляются макросклереиды; в семенах *Amentotaxus* эндотеста не дифференцирована.

Наиболее вариабилен второй вариант строения тесты — у унитегмальных семян с эпиматиями купулярной природы или ариллусами. Рассмотрим вариации в структуре тесты отдельно по ее топографическим зонам. У ариллятных семян хорошо выражена экзотеста, представленная только эпидермой (*Taxus globosa* Schlecht., *Saxe-Gothaea*, *Lagarostrobos franklinii* (Hook. fil.) C. J. Quinn, *Microstrobos*, *Phyllocladus toatoa* B. P. J. Molloy) либо эпидермой и гиподермой (большинство видов *Taxus*, *Austrotaxus*, *Microcachrys*, *Metadacrydium* Baum-Bodenh., *Lepidothamnus*, *Manoao* B. P. J. Molloy, *Falcatifolium*, новокаледонские и австралазийские виды '*Dacrydium*', большинство представителей *Phyllocladus* L. C. et A. Rich. ex Mirb.). У эпиматийных таксонов экзотеста выражена только в том случае, если эпиматий не срастается с семенной кожурой, и также представлена либо одной эпидермой (большинство изученных видов *Afrocarpus* (Buchh. et Gray) Gaussen ex C. N. Page, *Prumnopitys ferruginea*, *Halocarpus* C. J. Quinn), либо эпидермой и гиподермой (*Afrocarpus usambarensis* (Pilg.) Gaussen ex C . N. Page, *Dacrydium cupressinum* Soland. ex Forst. fil.). Хотя у '*Dacrycarpus*' *vieillardii* (Parl. in DC.) de Laub. эпиматий и не срастается со спермодермой, а у *Podocarpus elongatus* (Ait.) L'Hérit. ex Pers. и близких видов это срастание частично, у всех этих таксонов экзотеста не выражена.

У унитегмальных семян встречается 5 различных типов мезотесты: 1) исключительно паренхимная (*Dacrycarpus dacrydioides* (A. Rich.) de Laub., '*D.*' *vieillardii*, *Halocarpus*, *Lepidothamnus*, новокаледонские виды '*Dacrydium*'); 2) типичная склеренхимная (*Taxus*, *Phyllocladus toatoa*, *P. trichomanoides* D. Don in Lamb., *Saxe-Gothaea*, *Microcachrys*, *Lagarostrobos*, *Falcatifolium*, *Sundacarpus* (Buchh. et Gray) C. N. Page, *Afrocarpus*, *Prumnopitys spicata* (R. Br. in Bennett) Kent in Veitch, *P. andina* (Poepp. ex Endl.) de Laub., *Bracteocarpus* A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, *Podocarpus nubigenus* Lindl., *Podocarpus* sect. *Capitulatis*, австралазийские виды '*Dacrydium*'); 3) дифференцированная на периферийную склеренхимную и внутреннюю паренхимную зоны (*Pseudotaxus* Cheng, автралазийские виды *Phyllocladus* и *P. alpinus* Hook. fil., *Microstrobos*, *Prumnopitys montana* и родственные виды, *Dacrydium cupressinum*, *Metadacrydium*, представители секций *Foliolatus*, *Acuminatis*, *Longifoliolatus*, *Rumphius* рода *Margbensonia* A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, виды секций *Podocarpus* и *Australis* рода *Podocarpus* s. str.); 4) разделенная на наружную паренхимную и внутреннюю склеренхимную зоны (*Austrotaxus*, *Phyllocladus aspleniifolius* (Labill.) Hook. fil., *Podocarpus* sect. *Scytopodium*, *Margbensonia* sect. *Polystachyus* et sect. *Spinulosus*); 5) склеренхимная, внутреннюю часть которой составляют ориентированные по окружности поперечного среза волокна (*Prumnopitys ferruginea* и близкие виды).

Выделены 4 типа строения эндотесты унитегмальных семян подокарповых и тиссовых: 1) типичная склеренхимная (*Microstrobos* и новокаледонские виды '*Dacrydium*'); 2) волокнистая склеренхимная (*Phyllocladus aspleniifolius*, *Prumnopitys ferruginea* и близкие виды, *P. spicata*); 3) недифференцированная (*Austrotaxus*, *Prumnopitys andina* и близкие виды, *Dacrycarpus dacrydioides*); 4) представленная уплощенными тонкостенными паренхимными клетками, часто содержащими флобафены (остальные изученные таксоны); у *Saxe-Gothaea* в паренхимной эндотесте довольно много гидроцитов.

Третий тип строения тесты представлен у *Parasitaxus ustus*: экзотеста, дифференцированная на покровную зону (эпидерма и гиподерма) и мощную саркотесту, склеренхимная мезотеста; эндотеста облитерирована.

Семена *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* обладают многими уникальными чертами строения. Первый признак — это сохранение внутреннего интегумента и развивающегося из него **тегмена** (*Acmopyle*, *Retrophyllum*, *Cephalotaxus*, *Nageia*, *Amentotaxus*, *Torreya*). Экзотегмен дифференцирован только у *Cephalotaxus* (эпидерма) и в свободной, непокрытой тестой части семени *Amentotaxus* (эпидерма и гиподерма). Мезотегмен у большинства битегмальных таксонов склеренхимный, лишь у *Torreya* — склеренхимно-паренхимный. Эндотегмен обычно имеет вид уплощенных, сдавленных, тонкостенных клеток, часто содержащих в полостях и/или стенках флобафены. У *Retrophyllum* и *Nageia* стенки клеток эндотегмена несколько утолщены, но также часто окрашены флобафенами. У *Torreya* эндотегмен руминирован.

Второй своеобразный признак строения семяи большинства ногоплодниковых — развитие **эпиматия**, гистологически довольно сильно дифференцированного. В нем четко выражены наружная эпидерма и гиподерма, паренхима с механическими элементами, различные типы вместилищ (схизогенные смоляные — *Prumnopitys ferruginea*, *Podocarpus*, *Margbensonia*, *Dacrycarpus dacrydioides*, *'D.' vieillardii*; схизогенные смоляные и слизевые — *Bracteocarpus*; только схизогенные слизевые — *Dacrydium cupressinum*; лизигенные слизевые — *Afrocarpus* (excl. *A. usambarensis*), *Sundacarpus*, *Prumnopitys montana* и близкие виды). Иногда в эпиматии дифференцирована и внутренняя гиподерма (*Sundacarpus*, *Bracteocarpus*, *'Dacrycarpus' vieillardii*) как свидетельство недавнего (в филогенетическом смысле) срастания эпиматия и интегумента. Если эпиматий и спермодерма ие срастаются, выражена и внутренняя эпидерма эпиматия (*Prumnopitys ferruginea*, *Dacrydium cupressinum*, *Afrocarpus*).

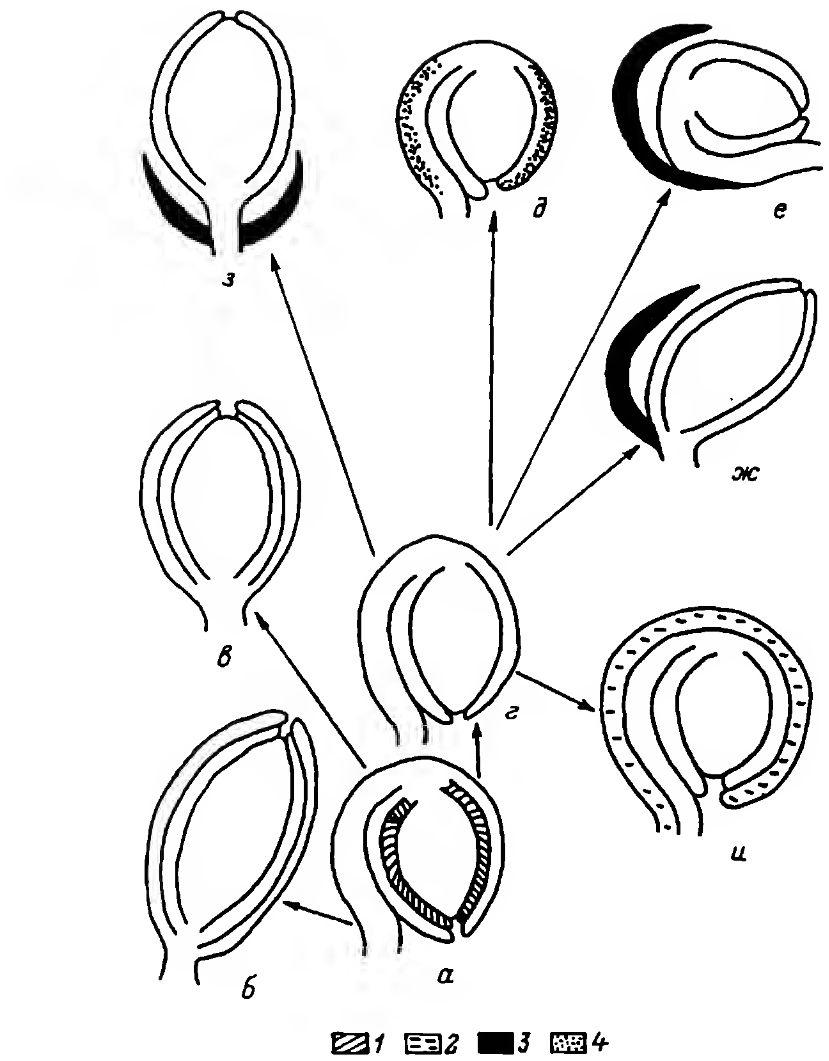
Семена *Taxus*, *Pseudotaxus*, *Austrotaxus*, *Phyllocladus*, *Microcachrys*, *Saxe-Gothaea*, *Lagarostrobos*, *Lepidotamnus*, *Manoao*, *Falcatifolium*, *Metadacrydium*, новокаледонских и малезийских видов *'Dacrydium'* имеют **ариллус** — неваскуляризированный супраинтегументальный покров, возникающий из фуникулуса (Меликян, Бобров, 1997б; Bobrov, 1997; Melikian, Bobrov, 1997; Бобров, 1998, 2000; Бобров, Кострикин, 1998; Bobrov, Kostrikin, 1999; Bobrov, Zhurov, 1999; Bobrov et al., 1999). Гистология ариллуса довольно однообразна: покровные ткани (с обеих сторон) и паренхима, изредка включающая малочисленные и слабо развитые механические элементы. Ариллус — вторичная структура, возникающая как адаптация к синорнитохории (Бобров, 1996а).

Особенности ультраструктуры (ветвящиеся или неветвящиеся поровые канальцы в стенках склереид, своеобразные поры в клеточных стенках, разнообразного вида утолщения наружных тангентальных стенок клеток эпидермы) и ультраскульптуры (макрорельеф и форма клеток эпидермы, число устьиц, микрорельеф кутикулы, степень обилия и формы отложения эпикутикулярного воска) семенных покровов имеют определенный систематический вес, хотя и не могут использоваться для филогенетических построений. «Ультра»-признаки показали свою эффективность при разрешении спорных систематических вопросов иа уровне видов и внутривидовых таксонов (Бобров, 1997а—в, 2000; Bobrov et al., 1999).

Полученные иами результаты позволяют определить исходные, архаические, с одной стороны, и продвинутые, производные признаки — с другой, в строении женских фруктификаций *Podocarpaceae* s. l., *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae* s. l., а также выявить главнейшие линии их структуриых преобразований. В настоящее время общепризнано, что женские репродуктивные органы семениых растений являются важнейшим источником систематической и филогенетической информации. Семена *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* не составляют исключения. Хотя определение таксономического веса признаков — одна из сложнейших и активно обсуждаемых проблем филогенетической систематики, нам удалось распределить признаки общего плана строения, анатомии, ультраструктуры и ультраскульптуры женских репродуктивных органов ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых по разным уровням значимости, выявив черты соподчинеииых таксономических категорий.

На основании оригинальных материалов мы проследили возможные пути морфолого-эволюционных преобразований женских репродуктивных органов ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых (см. рисунок).

Общий предок (см. рисунок, *а*) всех подокарповых, головчатотиссовых и тиссовых должен был обладать одиночными терминальными обращенными семенами, развивающимися из битегмальных семязачатков. От исходного гипотетического типа (на уровне которого остались *Retrophyllum* и *Nageia* s. str., хотя у последнего рода возникает рецептакулюм и происходит специализация женских репродуктивных побегов) берут начало 2 эволюционных ствола наиболее близких к предку родов, семена которых сохранили 2 покрова — тесту и тегмен. В первом из них произошло почти полное выпрямление семян (*Acmopyle*) и также возникает рецептакулюм (*б*), а во втором (*в*) — семязачатки и семена выпрямляются полностью (*Cephalotaxus*,



Основные направления структурной эволюции семян ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых.

а — гипотетический битегмальный семенной папоротник *Retrophyllum*, *Nageia*; *б* — *Acmopyle*; *в* — *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Amentotaxus*; *г* — семенной папоротник типа *Umkomasiaceae*; *д* — *Parasitaxus*; *е* — *Saxe-Gothaea*, *Microcachrys*; *ж* — *Falcatifolium*, *Metadacrydium*, *Lepidothamnus*, *Lagarostrobos*, *Manoao*, малезийские и новокаледонские виды '*Dacrydium*'; *з* — *Austrotaxus*, *Taxus*, *Pseudotaxus*, *Phyllocladus*; *и* — *Margbensonia*, *Podocarpus* s. str., *Prumnopitys*, *Afrocarpus*, *Sundacarpus*, *Dacrycarpus*, *Bracteocarpus*, *Halocarpus*. *1* — внутренний интегумент (тегмен), *2* — эпиматий (гомолог купулы), *3* — ариллус (новообразование), *4* — саркотеста (новообразование).

Torreya и *Amentotaxus*). У *Amentotaxus* происходит частичная редукция наружного интегумента, так что микропилярная часть семени покрыта только тегменом. *Torreya* сохраняет примитивный, хотя и несколько метаморфизированный тип расположения семян, у *Amentotaxus* семена возникают на специализированных пазушных побегах, а у *Cephalotaxus* организуются в примитивные мегастробилы.

Во втором стволе, исходящем от гипотетического предка, происходит прогрессирующая редукция внутреннего интегумента. В литературе преобладает точка зрения об абортации именно внутреннего интегумента как наиболее распространенном пути образования унитегмальных семязачатков; лишь в исключительных случаях (*Peperomiaceae*, *Hydnoraceae*, *Rafflesiaceae*) абортации подвергается наружный интегумент (Netolitzky, 1926; Corner, 1976). Слияние интегументов возможно лишь при строго симультанной их закладке (Bouman, 1974; Bouman, Calis, 1977) — *Anacardiaceae*, *Balsaminaceae*, — что нетипично для изученных битегмальных представителей *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* (Sahni, 1920b; Kemp, 1959; Singh, 1961; Keng, 1969). Редкий способ образования унитегмального семязачатка путем элиминации наружного или внутреннего интегумента показан только для некоторых представителей *Ranunculaceae* (Bouman, 1974) и возможен лишь при эпидермальном заложении наружного интегумента и субдермальном — внутреннего. Таким образом, наиболее вероятным способом образования унитегмальных семязачатков в эволюции 3 исследованных групп *Gymnospermae* можно считать абортацию внутреннего интегумента. Показательно, что единственный интегумент хвойных всегда рассматривается как гомолог именно наружного интегумента битегмальных семязачатков, и оболочка семени, развивающаяся из него, называется «тестой» (Schnarf, 1937; Schmid, 1986; Page, 1990; Stewart, Rothwell, 1993).

Промежуточная гипотетическая стадия предлагаемого эволюционного древа (*г*) представлена обращенными унитегмальными семязачатками, развивающимися в одиночные терминальные семена, которые имели единственный покров — тесту. От подобного типа веером расходятся несколько эволюционных линий. Первая из них (*д*) представлена *Parasitaxus*, у которого в качестве новообразования возникает саркотеста — мясистая часть семенной кожуры. При этом у *Parasitaxus* сохраняется примитивное расположение семян на обычных побегах. Другая эволюционная линия (*е*) включает роды *Saxe-Gothaea* и *Microcachrys*, которые, видимо, конвергентно приобрели сходный морфологический признак — асимметричный ариллус. Параллельно у указанных родов семена организуются в примитивные мегастробилы, но анатропность сохраняется. В третьей линии эволюции (*ж*), берущей начало от «промежуточного» унитегмального предка, напротив, происходит частичное или даже весьма значительно выпрямление семян. Асимметричный ариллус возникает и здесь, но установить, однажды ли это произошло, или каждый род приобрел ариллус независимо, пока не представляется возможным. Данная линия включает роды *Metadacrydium*, *Falcatifolium*, *Lepidothamnus*, *Lagarostrobos*, *Manoao*, а также австралазийские и новокаледонские виды ‘*Dacrydium*’. У ряда представителей этих таксонов также образуются примитивные компактные малосеменные собрания. Следующая линия эволюции (*з*) охватывает представителей с ортотропными унитегмальными семязачатками и прямыми семенами, покрытыми тестой и возникающим de novo радиально-симметричным ариллусом. Причем у более примитивных типов с одиночными семенами (*Austrotaxus*, *Taxus*, *Pseudotaxus*) ариллус развит достаточно сильно — он покрывает бóльшую часть семени. У более продвинутого рода *Phyllocladus* происходит общая редукция ариллуса и параллельно семена организовываются в примитивные типы стробилов. У наиболее специализированного рода *Microstrobos* ариллус редуцируется полностью (абортируется). У *Austrotaxus*, *Taxus* и *Pseudotaxus* семена одиночные и терминальные (хотя возникают на специализированных в той или иной степени побегах), тогда как у *Phyllocladus* и *Microstrobos* собраны в мегастробилы. Мы допускаем в качестве альтернативной вполне вероятную гипотезу об изначальном отсутствии ариллуса у *Microstrobos*.

Наиболее полиморфна пятая линия эволюции (*и*), происходящая от гипотетического «промежуточного» унитегмального предка и включающая все остальные роды *Podocarpaceae* s. l. В основании этой линии располагается также гипотетический архетип, унитегмальные обращенные семена которого скрыты в sui generis купуле (капсуле) — органе, столь характерном для многих групп семенных папоротников. Купулой обозначали самые разные супраинтегументальные структуры семенных растений — птеридоспермов (Rothwell et al., 1989; Taylor et al., 1994), беннеттитовых (Schnarf, 1937; Crane, 1986), «оболочкосеменных» (Martens, 1971; Kubitzki, 1990), даже цветковых (в данном случае речь идет, конечно, о супракарпальных структурах — Fey, Endress, 1983). Мы понимаем термин «купула» более узко — как покров семени (семян), который возникает из стерильных осей (теломов), чем резко отличается от интегумента, который, согласно гипотезе M. Benson (1904), возникает из спорангиев. Очевидно, что принципиальное отличие купулы от интегумента может быть установлено только на ранних этапах эволюции семенных растений. У производных (пусть даже и достаточно древних) групп купула может становиться внешним покровом семени, полностью имитируя наружный интегумент, а у *Cycadophyta* купула срастается с единственным интегументом, формируя «купуломент» (Stopes, 1905; Schnarf, 1937; Тахтаджян, 1956).

Возвращаясь к **общему битегмальному предку** подокарповых, головчатотиссовых и тиссовых, повторим, что, по нашему мнению, его семена были терминальные, одиночные, развивались на неспециализированных побегах. Теста и тегмен были многослойны и гистологически дифференцированны. Очевидно, что подобным набором признаков не обладает ни один из представителей *Cordaitales* или *Voltziales* s. l. (Schweitzer, 1963; Clement-Westerhof, 1988; Rothwell, 1988; Mapes, Rothwell, 1991). Таким образом, те группы, которые традиционно рассматривались в качестве предков хвойных (и ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых в том числе), выпадают из числа их вероятных предков. Скорее всего, мы должны искать «корни» *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* в пределах полиморфной группы *Pteridospermae* (=*Lyginopteridophyta*), являющейся по современным представлениям исходной для всех важнейших филогенетических ветвей семенных растений.

Исходя из изложенных выше представлений, используя литературные данные по структуре вегетативных (Buchholz, Gray, 1948; Greguss, 1955; Gaussen, 1970, 1974, 1976, 1979; Чавчавадзе, 1979) и мужских репродуктивных органов (Gaussen, 1970, 1973, 1979; Laubenfels, 1972, 1988; Pocknall, 1981; Medus et al., 1989; Gamerro, 1995; Н. Р. Мейер-Меликян, личн. сообщ.), мы предлагаем новый вариант системы 3 изученных групп голосеменных. В основе его лежат представления о независимости структурной эволюции женских фруктификаций ногоплодниковых, головчатотиссовых и тиссовых от таковой истинных хвойных (*Araucariales*, *Sciadopityales*, *Taxodiales* s. l.) и соответственно филогенетической и таксономической обособленности *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* от шишконосных.

Classis Podocarpopsida Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov class. nov.

Ovula bitegminata vel unitegminata. Semina testa et tegmine tecta, vel epimatio et testa tecta, vel sarcotesta tecta, vel arillo et testa tecta, vel arillo abortato. Semina solitaria, terminalia vel/et axillaria, vel in strobilos primitivos collecta, modo axillaria.

Typus: *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers.

Семязачатки битегмальные или унитегмальные. Семена покрыты тестой и тегменом, или эпиматием и тестой, или саркотестой, или ариллусом и тестой, или ариллус абортирован. Семена одиночные, терминальные или/и пазушные, или собраны в примитивные стробилы, только пазушные.

Ordo I. *Cephalotaxales* Takht. 1986

Ovula bitegminata. Semina testa et tegmine tecta, anatropa vel ortotropa.

Семязачатки битегмальные. Семена покрыты тестой и тегменом, анатропные или ортотропные.

Fam. 1. *Nageiaceae* Fu, 1992
  1. *Nageia* Gaert. 1788 s. str.
  2. *Retrophyllum* C. N. Page, 1988 (=*Decussocarpus* de Laub. 1969. s. str.)
Fam. 2. *Acmopyleaceae* (Pilg.) Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov, 1998
  1. *Acmopyle* Pilg. 1903
Fam. 3. *Torreyaceae* Nakai, 1938
  1. *Torreya* Arn. 1838
Fam. 4. *Cephalotaxaceae* Neger, 1907
  1. *Cephalotaxus* Siebold et Zucc. ex Endl. 1842

Fam. 5. *Amentotaxaceae* Kudo et Yamamoto in Kudo, 1931

1. *Amentotaxus* Pilg. 1916

Ordo II. *Podocarpales* Pulle ex Reveal, 1992

Ovula unitegminata, anatropa. Semina epimatio et testa teota, anatropa, rarissime hemiortotropa.

Семязачатки унитегмальные, анатропные. Семена покрыты эпиматием и тестой, анатропные, очень редко гемиортотропные.

Fam. 1. Prumnopityaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, fam. nov.

Arbores dioicae. Folia monomorpha, spiraliter disposita, acicularia. Microsporophylla spiraliter disposita, hyposporangiata, bisporangiata. Grana pollinis bisaccata, ectexina alveolata. Semina anatropa. Receptaculum nullum.

Typus: *Prumnopitys* Philippi, 1859—60, Linnaea, 30 : 731.

Двудомные деревья. Листья мономорфные, спирально расположенные, хвоевидные. Микроспорофиллы спирально расположенные, гипоспорангиатные, биспорангиатные. Пыльцевые зерна двумешковые, эктэкзина альвеолярная. Семена анатропные. Рецептакулюм отсутствует.

1. *Prumnopitys* Philippi, 1859—60

Semina in strobilos spiciformes conferta. Epimatium fasciculis 4, cum spermodermate connatum. Exotesta abortata, mesotesta sclerenchymatica, endotesta fibrosa vel abortata.

6 specia: *P. andina* (Poepp. ex Endl.) de Laub., *P. exigua* de Laub. (?), *P. harmsiana* (Pilg.) de Laub., *P. spicata* (R. Br. in Bennett) Kent in Veitch, *P. standlei* (Buchh. et Gray) de Laub., **P. utilior (Pilg.) Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov comb. nov.** — *Podocarpus utilior* Pilg. 1903, Feddes Repert. Nov. Ser. 1 : 189.

Семена собраны в колосовидные стробилы. Эпиматий с 4 проводящими пучками, сросшийся со спермодермой. Экзотеста абортирована, мезотеста склеренхимная, эндотеста волокнистая или абортирована.

2. Stachypitys A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, gen. nov.

Semina solitaria, terminalia. Epimatium liberum, fasciculis 4, canalibus resiniferis. Spermoderma in exotestam, mesotestam fibrosam et sclerenchymaticam, endotestam fibrosam divisa. Genus *Prumnopito* affinis.

Typus: **Stachypitys ferrugineus (G. Benn. ex D. Don in Lamb.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Podocarpus ferruginea* G. Benn. ex D. Don in Lamb. 1832, Gen. Pin., ed. 3, 2: app. 11 — *Stachycarpus ferruginea* (G. Benn. ex D. Don in Lamb.) Van Tiegh. 1891, Bull. Soc. Bot. Fr. 38 : 173. — *Prumnopitys ferruginea* (G. Benn. ex D. Don in Lamb.) de Laub. 1978, Blumea, 24 : 190.

Семена одиночные, терминальные. Эпиматий свободный, с 4 проводящими пучками и смоляными каналами. Спермодерма подразделена на экзотесту, волокнисто-склеренхимную мезотесту и волокнистую эндотесту.

Ceterae specia: 1) **Stachypitys distichus (Buchh. in Gray et Buchh.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, comb. nov.** — *Podocarpus disticha* Buchh. in Gray et Buchh. 1951, J. Arn. Arb. 32 : 89. — *Stachycarpus disticha* (Buchh. in Gray et Buchh.) Gaussen, 1974, Trav. Lab. Forest. Toul. 1, 20 : 110; 2) **Stachypitys ferruginoides (Compt.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, comb. nov.** — *Podocarpus ferruginoides* Compt. 1922, J. Linn. Soc. Bot., 45 : 424. — *Stachycarpus ferruginoides* (Compt.) Gaussen, l. c. : 100. — *Prumnopitys ferruginoides* (Compt.) de Laub. 1972, Fl. Nouv. Caléd. 4 : 56; 3) **Stachypitys ladei (Bailey) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, comb. nov.** — *Podocarpus ladei* Bailey 1905, Queensl. Ag. J. 15 : 899. — *Stachycarpus ladei* (Bailey) Gaussen, l. c. : 102. — *Prumnopitys ladei* (Bailey) de Laub. 1978, Blumea, 24 : 190.

3. Van-Tieghemia A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, gen. nov.

Semina solitaria, terminalia. Epimatium fasciculis 3, canalibus muciferis, cum spermodermate connatum. Exotesta abortata, mesotesta sclerenchymatica et parenchymatica,

endotesta parenchymatica. Genus *Prumnopito* affinis. Nomen in honorem cl. M. P. Van Tieghemii datum est.

Typus: **Van-Tieghemia montana (Humb. et Bonpl. ex Willd) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Taxus montana* Humb. et Bonpl. ex Willd. 1805, Sp. Pl. 4 : 857. — *Podocarpus taxifolia* Kunth 1817, Nov. Gen. 2 : 2. — *Dacrydium distichum* D. Don in Lamb. 1824, Gen. Pin. 2 : 26. — *Podocarpus montana* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Lodd. ex Endl. 1847, Syn. Con. : 219. — *Nageia montana* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. : 800. — *Stachycarpus taxifolia* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Van Tiegh. 1891, Bull. Soc. Bot. Fr. 38 : 173. — *S. montana* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Gaussen, 1974. Trav. Lab. Forest. Toul. 1, 20 : 99. — *Prumnopitys montana* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) de Laub. 1978, Blumea, 24 : 189.

Семена одиночные, терминальные. Эпиматий с 3 проводящими пучками и слизевыми каналами, сросшийся со спермодермой. Экзотеста абортирована, мезотеста склеренхимно-паренхимная, эндотеста паренхимная.

Ceterae specia: **1) Van-Tieghemia densifolia (Kunth) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Podocarpus taxifolia* var. β: *densifolia* Kunth 1817, Nov. Gen. 2 : 2. — *P. montanus* var. *densifolius* (Kunth) Buchh. et Gray 1948, J. Arn. Arb. 29 : 70. — *Stachycarpus densifolia* (Kunth) Gaussen, 1974, Trav. Lab. Forest. Toul. 1, 20 : 99; **2) Van-Tieghemia meridense (Buchh. et Gray) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Podocarpus montanus* var. *meridensis* Buchh. et Gray 1948, l. c. : 71. — *Stachycarpus meridensis* (Buchh. et Gray) Gaussen, 1974, l. c. : 99.

Fam. 2. *Podocarpaceae* (Dumort.) Endl. 1847

Arbores vel frutices dioici. Folia acicularia vel lanceolato-linearia. Microsporophylla bisporangiata; verticillata, hyposporangiata vel spiraliter disposita, lateralio-sporangiata. Grana pollinis bisaccata, ectexina alveolato-columellata. Semina anatropa. Receptaculum nullum vel perfectum, carnosum.

Двудомные деревья или кустарники. Листья хвоевидные или ланцетно-линейные. Микроспорофиллы биспорангиатные, мутовчатые, гипоспорангиатные или спирально расположенные, латеральноспорангиатные. Пыльцевые зерна двумешковые, эктэкзина альвеолярно-колумеллятная. Семена анатропные. Рецептакулюм отсутствует или развитый, мясистый.

1. *Margbensonia* A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, 1998
2. *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. 1807 s. str.
3. *Afrocarpus* (Buchh. et Gray) Gaussen ex C. N. Page, 1988
4. *Sundacarpus* (Buchh. et Gray) C. N. Page, 1988

Fam. 3. Dacrycarpaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian fam. nov.

Arbores dioicae. Folia plantarum adultarum dimorpha: parva squamiformia spiralia et acicularia distichoalterna. Grana pollinis trisaccata, ectexina macroalveolata. Semina anatropa, terminalia, epimatio tecta. Bractea epimatio adnata. Receptaculum e parte cormi fertilis folia squamiformia ferens. Epimatium fasciculis 2, canalibus resiniferis, cum spermodermate connatum. Spermoderma tenue, parenchymaticum, cavitatibus obductionibus pluristratosis circumtectis.

Typus et genus unicum: *Dacrycarpus* (Endl.) de Laub. 1969, J. Arn. Arb. 50 : 315 (emend. A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, 1998, genre *Bracteocarpus* excluso). Species unica: *Dacrycarpus dacrydioides* (A. Rich.) de Laub.

Двудомные деревья. Листья взрослых растений диморфные: чешуевидные спиральные или игловидные двурядно-супротивные. Пыльцевые зерна трехмешковые, эктэкзина крупноальвеолярная. Семена анатропные, терминальные, покрыты эпиматием. Брактея прирастает к эпиматию. Рецептакулюм образован из части фертильного побега и покрыт чешуевидными листьями. Эпиматий с 2 проводящими пучками, срастается со спермодермой. Спермодерма тонкая, паренхимная, с камерами, имеющими индивидуальные многослойные обкладки.

1. *Dacrycarpus* (Endl.) de Lanb. 1969

Fam. 4. Bracteocarpaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian fam. nov.

Frutices vel arbores dioicae. Folia plantarum adultarum dimorpha: parva squamiformia et lato-acicularia, bifacialia et bilateralia. Grana pollinis trisaccata, ectexina destituta, endexina lamellata tectum externum formans. Semina anatropa, terminalia, epimatio tecta. Bractea epimatio adnata. Receptaculum e parte cormi fertilis folia squamiformia ferens. Epimatium canalibus resiniferis necnon schizogenicis muciferіcus. Exotesta abortata vel perfecta, mesotesta sclerenchymatica vel parenchymatica, endotesta parenchymatica vel abortata.

Typus: *Bracteocarpus* A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, 1998.

Двудомные кустарники или небольшие деревья. Листья взрослых растений диморфные: мелкие чешуевидные и плоско-игловидные, бифациальные и билатеральные. Пыльцевые зерна трехмешковые, эктэкзина отсутствует, самая наружная оболочка — ламеллярная эндэкзина. Семена анатропные, терминальные, покрыты эпиматием. Брактея срастается с эпиматием. Рецептакулюм образован из части фертильного побега, покрыт чешуевидными листьями. Эпиматий только со смоляными или еще и со схизогенными, слизесодержащими каналами. Экзотеста абортирована или развита, мезотеста склеренхимная или паренхимная, эндотеста паренхимная или абортирована.

1. Laubenfelsia A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian gen. nov.

Arbores dioicae. Semina anatropa, terminalia, epimatio tecta. Bractea epimatio adnata. Epimatium fasciculis 7 et canalibus resiniferis, liberum. Spermoderma in exotestam, et mesotestam parenchymaticam divisa; endotesta abortata. Genus *Bracteocarpo* affinis. Nomen in honorem cl. D. J. De Laubenfelsii datum est.

Typus generis et species unicum: **Laubenfelsia vieillardii (Parl. in DC.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, comb. nov.** — *Podocarpus vieillardii* Parl. in DC. 1868, 16, 2 : 521. — *Nageia vieillardii* (Parl. in DC.) O. Kuntze 1891, Rev. Gen. : 800.

Двудомные деревья. Семена анатропные, терминальные, покрыты эпиматием. Брактея срастается с эпиматием. Эпиматий с 7 проводящими пучками и смоляными каналами, свободный от спермодермы. Спермодерма подразделена на экзотесту и паренхимную мезотесту; эндотеста абортирована.

2. *Bracteocarpus* A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, 1998.

Fam. 5. Halocarpaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian fam. nov.

Frutices imprimis monoici. Folia plantarum adultarum acicularia, spiraliter disposita. Microsporophylla spiraliter disposita, peltata, bisporangiata; microsporangia pedunculo adnata. Grana pollinis bisaccata, ectexina macroalveolata. Semina anatropa, axillaria. Receptaculum nullum. Epimatium liberum, fasciculis 4 et canalibus resiniferis. Spermoderma tenue, tristratosa.

Typus et genus unicum: *Halocarpus* C. J. Quinn 1982, Austr. J. Bot. 30 : 317.

Кустарники, преимущественно однодомные. Листья взрослых растений игловидные, спирально расположенные. Микроспорофиллы спирально расположенные, пельтатные, биспорангиатные; микроспорангии прикреплены к ножке. Пыльцевые зерна двумешковые, эктэкзина крупноальвеолярная. Семена анатропные, пазушные. Рецептакулюм отсутствует. Эпиматий свободный, с 4 проводящими пучками и смоляными каналами. Спермодерма тонкая, трехслойная.

1. *Halocarpus* C. J. Quinn, 1982.

Fam. 6. Dacrydiaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian fam. nov.

Arbores dioicae. Folia plantarum adultarum squamiformi-acicularia, spiraliter disposita. Microsporophylla spiraliter disposita, bifacialia, bisporangiata. Grana pollinis bisaccata, sacculi reducti, ectexina alveolata. Semina hemiortotropa, terminalia. Receptaculum nullum. Epimatium liberum, reductum, collare, fasciculo 1 et canalibus schizogenis. Exotesta in epiderma et hypoderma divisa. Mesotesta in sclerenchyma et parenchyma divisa. Endotesta parenchymatica.

Typus et genus unicum: *Dacrydium* Soland. ex Forst. fil. 1786, Pl. Escul. : 80 (emend. Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov). Species unicum: *Dacrydium cupressinum* Soland. ex Forst. fil.

Двудомные деревья. Листья взрослых растений чешуевидно-игловидные, спирально расположенные. Микроспорофиллы спирально расположенные, бифациальные, биспорангиатные. Пыльцевые зерна двумешковые, мешки редуцированные, эктэкзина альвеолярная. Семена гемиортотропные, терминальные. Рецептакулюм отсутствует. Эпиматий свободный от спермодермы, редуцированный, воротничковидный, с 1 проводящим пучком и схизогенными каналами. Экзотеста подразделена на эпидерму и гиподерму. Мезотеста подразделена на склеренхиму и паренхиму. Эндотеста паренхимная.

1. *Dacrydium* Soland ex Forst. fil. 1786.

Ordo III. Parasitaxales A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian ordo nov.

Ovula unitegminata. Epimatium nullum. Semina testa tecta, anatropa.

Typus: *Parasitaxus* de Laub.

Семязачатки унитегмальные. Эпиматий отсутствует. Семена покрыты тестой, анатропные.

Fam. 1. Parasitaxaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian fam. nov.

Frutices parasitici, dioici. Folia acicularia, spiraliter disposita, achlorophylla. Microsporophylla decussata, peltata, bisporangiata. Grana pollinis bisaccata. Semina anatropa. Receptaculum nullum. Exotesta in epiderma, hypoderma et sarcotestam divisa. Mesotesta sclerenchymatica, endotesta abortata.

Typus et genus unicum: *Parasitaxus* de Laub. 1972, Fl. Nouv. Caléd. 4 : 44. Species unicum: *Parasitaxus ustus* (Vieill.) de Laub.

Паразитические двудомные кустарники. Листья игловидные, спирально расположенные, бесхлорофилльные. Микроспорофиллы декуссатные, пельтатные, биспорангиатные. Пыльцевые зерна двумешковые. Семена анатропные. Рецептакулюм отсутствует. Экзотеста подразделена на эпидерму, гиподерму и саркотесту. Мезотеста склеренхимная, эндотеста абортирована.

1. Parasitaxus de Laub. 1977.

Ordo IV. Falcatifoliales A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian ordo nov.

Ovula unitegminata. Epimatium nullum. Semina arillo et testa tecta, hemiortotropa.

Typus: *Falcatifolium* de Laub.

Семязачатки унитегмальные. Эпиматий отсутствует. Семена покрыты ариллусом и тестой, гемиортотропные.

Fam. 1. Falcatifoliaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian fam. nov.

Arbores vel frutices dioici. Flora plantarum adultarum spiraliter disposita; monomorpha, squamiformi-acicularia vel dimorpha: squamiformia, achlorophylla et falcata, bilateralia. Microsporophylla spiraliter disposita, peltata, bisporangiata. Grana pollinis bisaccata. Semina hemiortotropa. Receptaculum nullum. Arillus liberus, asymmetricus, collaris.

Typus: *Falcatifolium* de Laub. 1969, J. Arn. Arb. 50 : 308.

Двудомные деревья или кустарники. Листья взрослых растений спирально расположенные; мономорфные (чешуевидно-игловидные) или диморфные: чешуевидные, бесхлорофилльные и серповидные, билатеральные. Микроспорофиллы спирально расположенные, пельтатные, биспорангиатные. Пыльцевые зерна двумешковые. Семена гемиортотропные. Рецептакулюм отсутствует. Ариллус свободный от спермодермы, асимметричный, воротниковидный.

1. *Falcatifolium* de Laub. 1969

2. Corneria A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian gen. nov.

Semina solitaria, terminalia. Bractea et folium fulcrans carnosum. Spermoderma in exotestam (epiderma), mesotestam (sclerenchyma) et endotestam (parenchyma) divisa. Genus *Falcatifolio* affinis. Nomen in honoren cl. E. J. H. Cornerii datum est.

Typus: **Corneria elata (Roxb.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Juniperus elata* Roxb. 1832, Fl. Ind. 3 : 838. — *Dacrydium elatum* (Roxb.) Wall. 1843, London J. Bot. 2 : 144. — *D. junghuhnii* Miq. 1851, Pl. Junghuhn. 1 : 4. — *D. beccarii* var. *subelatum* Corner, 1939, Gard. Bull. Sing. 10 : 243.

Семена одиночные, терминальные. Брактея и подстилающий лист мясистые. Спермодерма подразделена на экзотесту (эпидерма), мезотесту (склеренхима) и эндотесту (паренхима).

Ceterae specia: **1) Corneria comosa (Corner) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium comosum* Corner, 1939, Gard. Bull. Sing. 10 : 244; **2) Corneria cornwalliana (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium nidulum* var. *araucarioides* de Laub. 1969, J. Arn. Arb. 50 : 293. — *D. cornwalliana* de Laub. 1988, Fl. Males. 10 : 366; **3) Corneria ericoidea (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium ericoides* de Laub. 1988, l. c. : 371; **4) Corneria gibbsii (Stapf.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium gibbsiae* Stapf. 1914, J. Linn. Soc. Bot. 42 : 192. — *D. beccarii* var. *kinabaluense* Corner, 1939, l. c. : 244; **5) Corneria gracile (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium gracilis* de Laub. 1988, l. c. : 367; **6) Corneria leptophylla (Wassch.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Podocarpus leptophylla* Wassch. 1941, Blumea, 4 : 414. — *Dacrycarpus leptophylla* (Wassch.) Gaussen, 1974, Gymn. Act. Foss. 1, 20 : 150. — *Dacrydium leptophyllum* (Wassch.) de Laub. 1988, l. c. : 371. — *Bracteocarpus leptophyllus* (Wassch.) Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov, 1998, Bull. Mosk. Ob. Isp. Prir., Otd. Biol. 103 : 61; **7) Corneria magna (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium magnum* de Laub. 1969, l. c. : 299. — *D. beccarii* var. *rudens* de Laub. 1969, l. c. : 303; **8) Corneria media (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium medium* de Laub. 1976, Blumea, 23 : 98; **9) Corneria nausoriense (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium nausoriense* de Laub. 1969, l. c. : 287; **10) Corneria nidula (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov ey Melikian comb. nov.** — *Dacrydium nidulum* de Laub. 1969, l. c. : 292; **11) Corneria novoguineense (Gibbs.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium novo-guineense* Gibbs, 1917, Contr. Phytogeogr. Fl. Arfak Mts. : 78; **12) Corneria pectinata (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium pectinatum* de Laub. 1969, l. c. : 289. — *D. pectinatum* var. *robustum* de Laub. 1969, l. c. : 291; **13) Corneria pierrei (Hiek.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium pierrei* Hick. 1930, Bull. Soc. Dendr. Fr. 76 : 74; **14) Corneria spathoidea (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium spathoides* de Laub. 1969, l. c. : 299; **15) Corneria xanthandra (Pilg.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium xanthandrum* Pilg. 1938, Bot. Jahrb. 69 : 252.

3. Gaussenia A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian gen. nov.

Semina solitaria, axillaria. Bractea foliiformia. Spermoderma in exotestam (epiderma et hypoderma), mesotestam (parenchyma) et endotestam (sclerenchyma) divisum. Genus *Falcatifolio* affinis. Nomen in honorem cl. H. Gaussenii datum est.

Typus: **Gaussenia lycopodioides (Brongn. et Gris) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium lycopodioides* Brongn. et Gris 1869, Bull. Soc. Bot. Fr. 16 : 329.

Семена одиночные, пазушные. Брактея листоподобная. Спермодерма подразделена на экзотесту (эпидерма и гиподерма), мезотесту (паренхима) и эндотесту (склеренхима). Близок роду *Falcatifolium*. Название — в честь H. Gaussen.

Alter species: **Gaussenia guillauminii (Buchh.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian comb. nov.** — *Dacrydium guillauminii* Buchh. 1949, Bull. Mus. Hist. Natur. Paris, ser. 2, 21 : 282.

4. ***Metadacrydium*** **Baum.-Bodenh. ex Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov gen. nov.**; Baum.-Bodenh. 1989, Syst. Fl. Nouv. Caled. 5 : 76, nom. nud.

Semina axillaria et terminalia. Bractea et folium fulcrans carnosum. Spermoderma in exotestam (epiderma et hypoderma lapidosa), mesotestam (sclerenchyma et parenchyma) et endotestam (parenchyma) divisum. Genus *Falcatifolio* affinis.

Typus: **Metadacrydium araucarioides (Brongn. et Gris) Baum.-Bodenh. ex Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov comb. nov.**; Baum.-Bodenh. 1989, Syst. Fl. Nouv. Caled. 5 : 76, nom. invalid. — *Dacrydium araucarioides* Brongn. et Gris 1866, Bull. Soc. Bot. Fr. 13 : 426. — *D. arthrotaxoides* Carriere, 1867, Conif., ed. 2 : 697. — *Podocarpus araucarioides* (Brongn. et Gris) Sebert et Panch. 1874, Not. Bois Nouv. Caléd. : 171.

Семена пазушные и терминальные. Брактея и подстилающий лист мясистые. Спермодерма подразделена на экзотесту (эпидерма и нерегулярная гиподерма), мезотесту (склеренхима и паренхима) и эндотесту (паренхима).

Alter species: **Metadacrydium balansae (Brongn. et Gris) Baum.-Bodenh. ex Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov comb. nov.**; Baum.-Bodenh. 1989, Syst. Fl. Nouv. Caled. 5 : 76, nom. invalid. — *Dacrydium balansae* Brongn. et Gris, 1869, Bull. Soc. Bot. Fr. 16 : 328.

Fam. 2. Lepidothamnaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian, fam. nov.

Arbores dioicae vel monoicae, frutices dioici, fruticuli dioici. Folia plantarum adultarum spiraliter disposita vel decussata, squamiformia. Microsporophylla decussata, foliiformia, bisporangiata. Microsporangia immersa, abaxialia vel laterali-abaxialia. Grana pollinis bisaccata, ectexina macroalveolata. Semina hemiortotropa; solitaria, terminalia vel terminalia et axillaria, in strobilum primitivum collecta. Receptaculum nullum. Arillus liberus, asymmetricus, collaris. Spermoderma in exotestam, mesotestam (sclerenchyma vel parenchyma) et endotestam (parenchyma) divisa.

Typus: *Lepidothamnus* Philippi, 1859—60.

Двудомные или однодомные деревья, двудомные кустарники или стелющиеся кустарнички. Листья взрослых растений спирально расположенные или декуссатные, чешуевидные. Микроспорофиллы декуссатные, листовидные, биспорангиатные. Микроспорангии погруженные, абаксиальные или латерально-абаксиальные. Пыльцевые зерна двумешковые, эктэкзина крупноальвеолярная. Семена гемиортотропные; одиночные, только терминальные или терминальные и пазушные, собранные в примитивные стробилы. Рецептакулюм отсутствует. Ариллус свободный, асимметричный, воротничковидный. Спермодерма подразделена на экзотесту, мезотесту (склеренхима или паренхима) и эндотесту (паренхима).

1. *Lepidothamnus* Philippi, 1859—60.
2. *Lagarostrobos* C. J. Quinn, 1982
3. *Manoao* B. P. J. Molloy, 1995

Ordo V. *Saxe-Gothaeales* A. V. F. Ch. Bobrov et Zhurov, 1999

Ovula unitegminata. Epimatium nullum. Semina arillo et testa tecta, anatropa.

Семязачатки унитегмальные. Эпиматий отсутствует. Семена покрыты ариллусом и тестой, анатропные.

Fam. 1. *Saxe-Gothaeaceae* (Janch.) Gaussen ex Woltz, 1986

1. *Saxe-Gothaea* Lindl. 1851—52

Fam. 2. *Microcachryaceae* A. V. F. Ch. Bobrov et Kostr. 1999

1. *Microcachrys* Hook. ex Hook. fil. 1845

Ordo VI. *Taxales* Knobl. in Warm. 1890

Ovula unitegminata. Epimatium nullum. Semina arillo et testa tecta, ortotropa.

Семязачатки унитегмальные. Эпиматий отсутствует. Семена покрыты ариллусом и тестой, ортотропные.

Fam. 1. *Austrotaxaceae* Nakai, 1938
   1. *Austrotaxus* Comp. 1922
Fam. 2. *Taxaceae* S. F. Gray, 1821 s. str.
1. *Taxus* L. 1753
   2. *Pseudotaxus* Cheng, 1948 (=*Nothotaxus* Florin, 1948)
Fam. 3. *Phyllocladaceae* (Pilg.) Bessey, 1907
   1. *Phyllocladus* L. C. et A. Rich. ex Mirb. 1825

Ordo VII. Microstrobales A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian ordo nov.

Ovula unitegminata, ortotropa. Epimatium nullum. Arillus nullus. Semina testa tecta, ortotropa.

Typus: *Microstrobos* Gard. et L. A. S. Johns.

Семязачатки унитегмальные, ортотропные. Эпиматий отсутствует. Ариллус отсутствует. Семена покрыты только тестой, ортотропные.

Fam. 1. *Pherosphaeraceae* (Pilg.) Nakai, 1938
   1. *Microstrobos* Gard. et L. A. S. Jons. 1951 (=*Pherosphaera* Arch. 1850)

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А. В. Корреляция структуры семян со способами диссеминации у представителей порядка *Podocarpales* (*Pinophyta*) // Тез. докл. конф. «Проблемы репродуктивной биологии растений». Пермь, 1996а. С. 60—62.

Бобров А. В. Битегмальные семена представителей порядков *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* // Матер. IX Москов. совещ. по филогении растений. М., 1996б. С. 23—26.

Бобров А. В. Строение семян представителей рода *Torreya* Arn. в связи с его систематическим положением // Тез. докл. VI Молодеж. конф. ботаников. СПб., 1997а. С. 42.

Бобров А. В. Систематическое положение и филогения рода *Amentotaxus* Pilg. (*Amentotaxaceae* Kudo et Yamamoto) по данным строения женских репродуктивных органов // Тез. докл. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997б. С. 19—20.

Бобров А. В. Морфология, анатомия и ультраструктура семян *Cephalotaxus* Siebold et Zucc. (*Cephalotaxaceae* Neger) в связи с проблемами системы и филогении рода // Там же. 1997в. С. 18—19.

Бобров А. В. Систематическое положение рода *Saxe-Gothaea* Lindl. (*Podocarpaceae* s. l.) по данным строения женских репродуктивных органов // Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 10—11.

Бобров А. В. Систематика хвойных: критический анализ традиционных взглядов // Тез. докл. Совещ. по проблемам интродукции хвойных растений в России. Сочи, 1999. С. 3—7.

Бобров А. В. Система, филогения и история расселения рода *Taxus* L. (*Taxaceae* S. F. Gray) по данным строения женских репродуктивных органов // Проблемы филогении избранных групп высших растений. Сочи, 2000. Вып. 1. С. 13—15.

Бобров А. В., Кострикин Д. С. Систематика рода *Dacrydium* Soland. ex Lamb. s. l. (*Podocarpaceae* s. l.) по данным строения женских репродуктивных органов // Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 11—12.

Бобров А. В., Кострикин Д. С. Систематическое положение рода *Retrophyllum* C. N. Page (*Podocarpaceae* (Dumort.) Endl. s. l.) и филогения семейства *Nageiaceae* Fu s. l. // Проблемы филогении избранных групп высших растений. Сочи, 2000. Вып. 1. С. 10—12.

Бобров А. В., Меликян А. П. Специфические признаки строения семенной кожуры и возможность их использования в систематике семейства *Podocarpaceae* Endlicher 1847 s. l. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998а. Т. 103. № 1. С. 56—62.

Бобров А. В., Меликян А. П. Систематическое положение рода *Parasitaxus* de Lauben. (*Podocarpaceae* s. l.) по данным строения семян // Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998б. Т. 1. С. 12.

Меликян А. П., Бобров А. В. Систематическое положение рода *Acmopyle* Pilg. (*Podocarpaceae* Endlicher s. l.), по данным сравнительной морфологии, анатомии и ультраструктуры семян // Тез. докл. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997а. С. 92—93.

Меликян А. П., Бобров А. В. О строении наружных покровов семян — эпиматия и ариллуса — у представителей семейства *Podocarpaceae* Endlicher 1847 s. l. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997б. Т. 102. № 5. С. 46—53.

Меликян А. П., Бобров А. В. О сравнительно-анатомическом и филогенетическом значении камер в семенной кожуре у некоторых представителей семенных растений // Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 54.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М., Л. 1956. 488 с.

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 192 с.

Baillon D. H. Sur l'organogenie florale des *Podocarpus* // C. R. Assoc. Franc. Avanc. Sci. 1873. P. 505—559.

Benson M. Telangium Scotti, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. N 69. P. 161—177.

Bertrand M. C. E. Étude sur les teguments sémenaux des vegetaux Phanérogames Gymnospermes // Ann. Sci. Nat. Ser. 6. 1878. Vol. 7. N 1. P. 57—92.

Bobrov A. V. F. Ch. System und Phylogenie der Ordnung *Taxales* nach den Angaben der Samenstruktur // Scripta Bot. Belgica. 1997. Vol. 15. P. 29.

Bobrov A. V. F. Ch. Female cone structe in *Coniferae* // Abstr. XVI Intern. Botanical Congress. St. Louis, 1999. P. 342.

Bobrov A. V. F. Ch., Kostrikin D. S. Systematic position of *Microcachrys tetragona* (Hook.) Hook. fil. (*Podocarpaceae* (Dumort.) Endl. s. l.) based on seed coat structure // Zusammenf. Vort. 14. Symp. Biodiversität und Evolutionsbiologie. Jena, 1999. S. 19.

Bobrov A. V. F. Ch., Melikian A. P. Systematics of *Coniferae* // Abstr. XVI Intern. Bot. Congr. St. Louis, 1999. P. 340.

Bobrov A. V. F. Ch., Melikian A. P., Yembaturova E. Y. Seed morphology, anatomy and ultrastructure of *Phyllocladus* L. C. et A. Rich. ex Mirb. (*Phyllocladaceae* (Pilg.) Bessy) in connection with generic system and phylogeny // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. P. 601—618.

Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Seed coat structure and systematic relationships of *Sundacarpus amara* (Blume) C. N. Page (*Podocarpaceae* (Dumort.) Endl. s. l.) // Zusammenf. Vort. 14. Symp. Biodiversität und Evolutionsbiologie. Jena, 1999. S. 20.

Bobrov A. V. F. Ch., Zhurov F. D. Seed structure and systematic position of *Saxe-Gothaea* conspicua Lindl. (*Podocarpaceae* (Dumort.) Endl. s. l.) // Там же. 1999. S. 21.

Bouman F. Developmental studies of the ovule, integuments and seed in some angiosperme. Naarden, 1974. 180 p.

Bouman F., Calis J. I. M. Integumentary shifting — a third way to unitegmy // Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 1977. Bd 90. S. 15—28.

Buchholz J. T., Gray N. A taxonomic revision of *Podocarpus*. 1 // J. Arn. Arb. 1948. Vol. 29. N 1. P. 49—63.

Chamberlain C. J. Gymnosperms. 3rd ed. New York, 1966. 484 p.

Clement-Westerhof J. A. Morphology and phylogeny of Paleozoic conifers // Origin and evolution of gymnosperms / Ed. by C. B. Beck. New York, 1988. P. 298—337.

Corner E. J. H. The seed of dicotyledons. Vol. 1. Cambridge, 1976. 311 p.

Coulter J. M., Chamberlain C. J. Morphology of gymnosperms. 2nd ed. Chicago, 1917. 465 p.

Crane P. R. The morphology and relationships of *Bennettitales* // Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany / Ed. by R. A. Spicer, B. A. Thomas. Oxford, 1986. P. 163—175.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. New York, 1988. 1377 p.

Dupler A. W. The ovuliferous structures of *Taxus canadensis* // Bot. Gaz. 1920. Vol. 69. N 5/6. P. 492—518.

Endlicher S. Sinopsis coniferarum. Sankt Gallen, 1847. 368 p.

Fey B. S., Endress P. K. Development and morphological intepretation of the cupule in *Fagaceae* // Flora. 1983. B. 173. N 4. P. 451—468.

Florin R. Evolution in cordaites and conifers // Acta Horti Berg. 1951. B. 15. N 11. S. 285—388.

Florin R. The female reproductive organs of conifers and taxads // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1954. Vol. 29. N 4. P. 367—389.

Gamerro J. C. Pollen morphology of *Saxegothaea conspicua* (*Podocarpaceae*) // Darwiniana. 1995. Vol. 33. N 6. P. 295—300.

Gaussen H. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Les Cephalotaxacées. Les Podocarpines. Les Taxines // Trav. Lab. For. Toul. T. 11. 1 sect. 1970, 1973, 1974, 1976, 1979. Vol. 1. P. 1—22, 1—107, 1—39, 1—31, 1—208, 1—236, 1—32, 1—24, 1—9, 1—82.

Gibbs L. S. On the development of the female strobilus in *Podocarpus* // Ann. Bot. 1912. Vol. 26. N 102. P. 515—571.

Greguss P. Identification of living gymnosperms on the base of xylotomy. Budapest, 1955. 264 p.

Haan H. M. P. de. Contribution to the knowlege of the morphological value and phylogeny of the ovule and its integuments // Rec. Trav. Bot. Neerl. 1920. Vol. 17. N 2. P. 219—324.

Janchen E. Das System der Koniferen // Sitzungsber. Österreich. Akad. Wissensch. math.-natur. Kl. 1. Abt. 1959. B. 158. N 3. S. 155—262.

Kemp M. Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica* // Amer. J. Bot. 1959. Vol. 46. N 4. P. 249—261.

Keng H. Aspects of morphology of *Amentotaxus formasana* with a note on the taxonomic position of the genus // J. Arn. Arb. 1969. Vol. 50. N 3. P. 432—445.

Kubitzky K. Gnetophytina // The families and genera of vascular plants / Ed. by K. Kubitzky. Vol. 1. Berlin etc., 1990. P. 378—391.

Kudo Y., Yamamoto Y. Amentotaxaceae // Mater. Flora of Formosa / Ed. by Y. Kudo. 1931. Vol. 3. N 1. P. 110—112.

Laubenfels D. J. de. Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances. N 4. Gymnospermes. Paris, 1972. 168 p.

Laubenfels D. J. de. Coniferales // Flora Malesiana. 1988. Vol. 10. N 3. P. 337—453.

Mapes G., Rothwell G. W. Structure and relationships of primitive conifers // Neu. Jahrb. Geolog. Palaeontolog. Abh. 1991. B. 183. N 1/3. S. 269—287.

Martens M. P. Les Gnetophytes. Stuttgart, Berlin, 1971. 295 p.

Medus J., Gajardo R., Woltz P. Exine ultrastructure of *Dacrydium fonkii*, *Saxegothaea conspicua* and *Stachycarpus andina* (*Podocarpaceae*) from southern South America // Grana Palynologica. 1989. Vol. 28. N 1. P. 19—23.

Melikian A. P., Bobrov A. V. F. Ch. Die Abstammung von supraintegumentalen Samendecken — des Epimatiums und Samenmantels ('Arillus') — bei den Vertretern der Ordnungen *Taxales* und *Podocarpales* // Scripta Bot. Belgica. 1997. Vol. 15. P. 111.

Miller C. N. The origin of modern conifer families // Origin and evolution of gymnosperms / Ed. by C. N. Beck. New York, 1988. P. 448—486.

Molloy B. P. J. Manoao (*Podocarpaceae*), a new monotipic conifer genus endemic to New Zealand // N. Z. J. Bot. 1995. Vol. 33. N 2. P. 183—201.

Nakai T. Indigenous species of conifers and taxads of Korea and Manchuria and their distribution. I // Tyôsen Sanrin Kayhô. 1938. Vol. 158. N 1. P. 1—29.

Nemejc F. Notes on the evolution and taxonomy of the stachyospermic gymnosperms // Preslia. 1959. Vol. 31. N 3. P. 251—270.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S.

Noel A. R. A., Staden S. van. Seed coat structure and germination in *Podocarpus henkelii* // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1976. B. 77. N 2. S. 174—186.

Oliver F. W. The ovules of the older gymnosperms // Ann. Bot. 1903. Vol. 17. N 67. P. 451—476.

Page C. N. Coniferophytina // The families and genera of vascular plants / Ed. by Kubitzky. Vol. 1. Berlin etc., 1990. P. 281—361.

Pilger R. Die *Taxales* // Mitt. Deutsch. Dendr. Gesell. 1916. B. 25. N 1. S. 1—30.

Pilger R. Klasse *Coniferae* // A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. B. 13. Leipzig, 1926. S. 121—403.

Pulle A. The classification of the spermatophytes // Chron. Bot. 1938. Vol. 4. N 2. P. 109—113.

Pocknall D. T. Pollen morphology of the New Zealand species of *Dacrydium* Solander, *Podocarpus* L'Héritier, and *Dacrycarpus* Endlicher (*Podocarpaceae*). Pollen morphology of *Phyllocladus* L. C. et A. Rich. // N. Z. J. Bot. 1981. Vol. 19. N 1/2. P. 67—95, 259—266.

Quinn C. J. Taxonomy of *Dacrydium* Sol. ex Lamb. emend. de Laub. (*Podocarpaceae*) // Austr. J. Bot. 1982. Vol. 30. N 3. P. 311—320.

Rothwell G. W. Cordaitales // Origin and evolution of gymnosperms / Ed. by C. N. Beck. New York, 1988. P. 273—296.

Rothwell G. W., Scheckler S. E., Gillespie W. H. Elkinsia, gen. nov., a Late Devonian gymnosperm with cupulate ovules // Bot. Gaz. 1989. Vol. 150. N 2. P. 170—189.

Sahni B. On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with. remarks on the affinity of the *Taxaceae* // Ann. Bot. 1920a. Vol. 34. N 133. P. 117—133.

Sahni B. On the structure and affinities of *Acmopyle pancheri* Pilger // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1920b. Vol. 210. N 2. P. 253—310.

Sahni B., Mitra A. K. Notes on the anatomy of some New Zealand species of *Dacrydium* // Ann. Bot. 1927. Vol. 41. N 161. P. 75—89.

Saxton W. T. Notes on conifers. VIII. The morphology of *Austrotaxus spicata* Compton // Ann. Bot. 1934. Vol. 48. N 190. P. 411—427.

Schmid R. On Cornerian and other terminology of angiospermous and gymnospermous seed coats // Taxon. 1986. B. 35. N 3. P. 476—491.

Schnarf K. Anatomie der Gymnospermen-Samen. Berlin, 1937. 156 S.

Schweitzer H.-J. Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia libeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen // Palaeontographica. Abt. B. 1963. B. 113. N 1/2. S. 1—29.

Shi L., Wang F.-h. Development of the megasporangiate shoot of *Taxaceae* // Cathaya. 1989. Vol. 1. N 1. P. 83—91.

Singh H. The life history and systematic position of *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. // Phytomorphology. 1961. Vol. 11. N 5. P. 153—197.

Sinnott E. W. The morphology of the reproductive structures in the *Podocarpineae* // Ann. Bot. 1913. Vol. 27. N 105. P. 39—82.

Sporne K. R. The Morphology of Gymnosperms. 2nd ed. 1967. London, 1967. 216 p.

Stewart W. N., Rothwell G. W. Paleobotany and the evolution of plants. 2nd ed. Cambridge, 1993. 521 p.

Stiles W. The *Podocarpeae* // Ann. Bot. 1912. Vol. 26. N 102. P. 443—514.

Stoffberg E. Morphological and ontogenetic studies on Southern African podocarps // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 105. N 1. P. 1—19, 21—35.

Stopes M. C. On the double nature of the cycadean integument // Ann. Bot. 1905. Vol. 19. N 76. P. 561—566.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Taylor T. N., Del Fueyo G. M., Taylor E. L. Permineralized seed fern cupules from the Triassic of Antarctica: implications for cupule and carpel evolution // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 6. P. 666—677.

Tomlinson P. B. Pollen scavenging as a novel reproductive mechanism in *Podocarpaceae* // Nation. Geogr. Res. Explor. 1991. Vol. 7. N 2. P. 188—195.

Tomlinson P. B. Aspects of cone morphology and development in *Podocarpaceae* (*Coniferales*) // Int. J. Pl. Sci. 1992. Vol. 153. N 4. P. 572—588.

Tomlinson P. B. Functional morphology of saccate pollen in conifers with special reference to *Podocarpaceae* // Ibid. 1994. Vol. 155. N 6. P. 699—715.

Tomlinson P. B., Braggins J. E., Rattenbury J. A. Pollination drop in relation to cone morphology in *Podocarpaceae*: a novel reproductive mechanism // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 9. P. 1289—1303.

Tomlinson P. B., Takasa T., Rattenbury J. A. Cone and ovule ontogeny in *Phyllocladus* (*Podocarpaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 99. N 2. P. 209—221.

Woltz P. Les *Podocarpus* s. l. origines et évolution // These Univ. Aix-Marseille. 1986. Vol. 3. N 1. P. 1—90.

Worsdell W. C. The structure of the female 'flower' in *Coniferae*. A historical study // Ann. Bot. 1900. Vol. 14. N 53. P. 39—82.

Московский государственный
университет

Получено 16 II 2000

SUMMARY

Morphological and anatomical features of the female reproductive organs in the orders *Podocarpales*, *Cephalotaxales* and *Taxales* are very diverse. The seeds of podocarps, cephalotaxads and taxads are either solitary, terminal on the ordinary or specialized shoots, or aggregated in a primitive oligospermous strobili. There are five different types of seeds: bitegmal (anatropous and orthotropous), unitegmal epimatous anatropous, unitegmal arillous (anatropous, orthotropous and hemiorthotropous), unitegmal anatropous with a sarcotesta but lacking supraintegumental envelopes and unitegmal orthotropous without supraintegumental envelopes. There appear to be no relations of the investigated taxa to *Cordaitanthales*, *Lebachiales*, *Araucariales* s. l., *Pinales* s. str. and *Taxodiales* s. l. It is possible to retrace relations of the *Pteridospermae*. Accordingly taxonomical segregation of studied groups of gymnosperms from «stachyospermous plants» is necessary. We find it reasonable to consider these orders as a separate class of seed plants based on the fundamental characters of their female reproductive structures (the number of integuments, the presence and nature of the supraintegumental envelope and seed orientation).

УДК 581.331.2

© Н. Р. Мейер-Меликян

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА

N. R. MEYER-MELIKIAN. THE ORIGIN AND POSSIBLE EVOLUTIONARY WAYS OF POLLEN GRAIN

Предпринято исследование морфологии и ультраструктуры спородермы представителей голосеменных, включая семенные папоротники, и покрытосеменных растений. Установлены возможные линии эволюции пыльцевых зерен, берущие начало от разных групп семенных папоротников. Прослежены многочисленные направления специализации пыльцевых зерен, которые привели к наблюдаемому разнообразию пыльцы современных покрытосеменных и голосеменных растений. Эти направления выражены в оригинальной схеме возможной эволюции пыльцевых зерен семенных растений.

Ключевые слова: апертура, гаметофит, предпыльца, пыльца, семенные папоротники, спора, спородерма, ультраструктура, экзина.

Впервые возможность образования пыльцевых зерен появилась у семенных папоротников в девоне. До этого высшие растения имели свободные споры, из которых при прорастании развивались самостоятельно живущие гаметофиты, обоеполые или раздельнополые — мужские и женские. Такая древняя репродуктивная стратегия сохранилась и у современных моховидных, плауновидных, псилотовидных, хвощевидных и папоротниковидных. Споры этих растений снабжены специальными, всегда проксимальными однолучевыми или трехлучевыми щелями — очень узкими сквозными отверстиями, обрамленными утолщенной, неспособной к растяжению экзиной (экзоспорием); снаружи они обычно покрыты рыхлой периной (периспорием). Щели всегда совмещаются с тетрадным рубцом. Исключение представляют моховидные, споры которых имеют большее разнообразие типов апертур или вовсе лишены последних. На первых же этапах деления спор и формирования гаметофитов с проксимальной стороны именно по щелям происходит разрыв спородермы. Этому помимо щелей способствует и толстая, часто целиком или почти целиком состоящая из спорополленина монолитная и неспособная к растяжению экзина, которую имеют многие древние высшие растения.

В результате формирующиеся из споры гаметофиты оказываются незащищенными и могут подвергаться воздействию различных неблагоприятных для них факторов внешней среды, часто приводящих к их гибели.

Появление пыльцевых зерен — мужских гаметофитов, развивающихся в оболочке микроспор, представляет собой переломный момент и великое эволюционное достижение, характерное только для семенных растений.

Переход к новому, сокращенному и ускоренному типу развития мужских гаметофитов под защитой оболочки спор был подготовлен длительным периодом становления гетероспории еще у девонских папоротниковидных. Четкая дифференциация на микро- и мегаспоры известна для многих ископаемых и современных высших растений. Однако одной гетероспории, по-видимому, было далеко не достаточно для возникновения пыльцевых зерен, существенным явилась и структура спородермы микроспор.

Формирование в экзине различных складок, гребней, опоясывающих оторочек, мешков, а также многочисленных полостей (разрыхление экзины), с одной стороны, и образование дистальных апертур и локальных утоньшений — с другой, обеспечило на первых этапах эволюции семенных растений возможность изменения объема спор и формирования из них гаметофитов без разрыва спородермы.

Дистальные апертуры впервые возникли у медуллозовых семенных папоротников. Они представляли простые утоньшения в экзине. В других группах голосеменных, а затем и покрытосеменных они превратились в специализированные многофункциональные борозды, характеризующиеся специальной бороздной мембраной, отличной как по скульптуре, так и внутреннему строению от внебороздной части пыльцевого зерна. Кроме того, для этих апертур обычно характерны четко очерченный край и способность растягиваться, что значительно меняет объем пыльцевого зерна.

Таким образом, с появлением в эволюции пыльцевых зерен значительно расширяются функции спородермы, и если у спор она механически защищает содержимое, а также обеспечивает процессы дыхания и водообмена, то у пыльцевых зерен помимо этого появляются новые функции изменения объема и защиты гаметофита, а также узнавания своего партнера, образования пыльцевой трубки и обеспечения скорейшего прорастания на рыльце пестика. У специализированных покрытосеменных проявляется третий, еще более высокий уровень организации спородермы, заключающийся в ее витализации. Витализация обеспечивает биологическую защиту содержимого пыльцевого зерна. Она выражается в появлении на поверхности пыльцы мощного слоя трифины, а также многочисленных полостей в экзине, заполненных биологически активным веществом, важным для жизни пыльцы и ее успешного прорастания. Именно эти вещества вызывают аллергические реакции у человека и животных.

Процесс становления пыльцевых зерен был медленным и постепенным, по времени он, по-видимому, охватывает период с конца девона до середины или конца карбона.

Границу перехода спор в пыльцу трудно четко выделить. Промежуточные формы в настоящее время принято называть предпыльцой, или prepollen (Renault, 1896; Chaloner, 1970; Poort et al., 1996). Предпыльца характерна для семенных папоротников — первых семенных растений, которые прошли длительный путь эволюции, начиная с верхнего девона до нижнего мела. Наибольшего развития они достигли в карбоне и перми. Самые древние представители этой группы — лигиноптерисовые (*Lyginopteridales*) имели мелкую округлую предпыльцу с 3-лучевой проксимальной щелью, иногда асимметричной. Встречаются и эллипсоидальные однолучевые зерна предпыльцы. Эктэкзина почти гомогенная, альвеолярная или гранулярная (Courvoisier, Phillips, 1975; Stidd et al., 1985; Meyer-Berthaud, Galtier, 1986; Meyer-Berthaud, 1989). По морфологическим признакам и характеру прорастания они очень близки к спорам, и, вполне вероятно, таковыми их следует считать.

В начале карбона появился уже более специализированный порядок медуллозовых семенных папоротников (*Medullosales*), просуществовавший до ранней перми. Изученные представители этого порядка имели уже типичную предпыльцу, характеризующуюся различными приспособлениями для изменения объема содержимого без разрыва спородермы, т. е. успешного выполнения гармомегатной функции. Предпыльца изученных медуллозовых билатерально симметричная, округло-эллипсоидальная, обычно крупная, от 80 до 560 мкм в диам. На проксимальной стороне располагается однолучевая щель, на дистальной — 2 параллельные борозды. Для некоторых родов характерна безапертурная предпыльца. Большинство изученных предпыльцевых зерен имеют ячеистую эктэкзину и ламеллятную эндэкзину (Leisman, Peters, 1970; Taylor, 1971, 1978; Millay, Taylor, 1976, 1979; Stidd et al., 1977; Eggert, Rothwell, 1979; Taylor, Millay, 1979; Stidd, 1981; Rothwell, Mickle, 1982; Taylor, Rothwell, 1982; Kurmann, Taylor, 1984; Mickle, Leary, 1984; Taylor, Zavada, 1986; Drinnan, 1990; Drinnan, Crane, 1994; Meyer-Melikian et al., 1996; Мейер-Меликян, Завьялова, 1996).

Своеобразное строение имеет эллипсоидальная предпыльца *Aulacotheca elongata* (Kidston) Halle, у которой эктэкзина образует многочисленные параллельные складки, значительно увеличивающие гармомегатную функцию спородермы (Florin, 1937; Millay, Taylor, 1979).

Предпыльца, изученная из синангиев разных видов *Dolerotheca*, характеризуется 2 типами внутреннего строения эктэкзины: обычным для большинства медуллозовых ячеистым и состоящим из неровных столбиков — сетчатым (Drinnan, Crane, 1994). T. Taylor, G. Rothwell (1982) описали стадии формирования предпыльцы, извлеченной из синангиев *Bernaullia sclerotica* (Baxter) Rothwell et Eggert. На ранних этапах у микроспор образуется ламеллятная первичная экзина. Затем ламеллы, расположенные на поверхности, образуют тонкий слой эктэкзины, а внутренние сливаются и в зрелом состоянии образуют гомогенную эндэкзину.

Известно, что гигантская предпыльца медуллозовых переносилась на семязачатки еще до полного развития мужского гаметофита и развитие ее завершалось в питательной жидкости пыльцевой камеры семязачатка. Вопрос о том, какие растения могли быть предками семенных папоротников, один из самых трудных в эволюционной систематике растений. По данным палиноморфологии, ими могли быть только разноспоровые девонские папоротники. На эту роль вполне подходили бы представители археоптерисовых. Как известно, широко распространенный в девоне порядок *Archaeopteridales* объединяет растения, сочетающие в себе признаки папоротников и наиболее древних семенных. Они имели тетраэдрические или почти шарообразные микроспоры с экваториальной оторочкой и 3-лучевой щелью на проксимальной стороне, с ячеистой эктэкзиной и ламеллятной эндэкзиной (Тельнова, Мейер-Меликян, 1993). Такого типа предпыльца известна также для многих лигиноптерисовых. Однако все изученные в настоящее время представители *Archaeopteridales* имели один тип строения микроспор и, таким образом, по закону эволюционной палиноморфологии представляют, по-видимому, тупиковую линию развития. В эволюционно активных группах наблюдается большой набор разнообразных морфологических признаков строения спородермы.

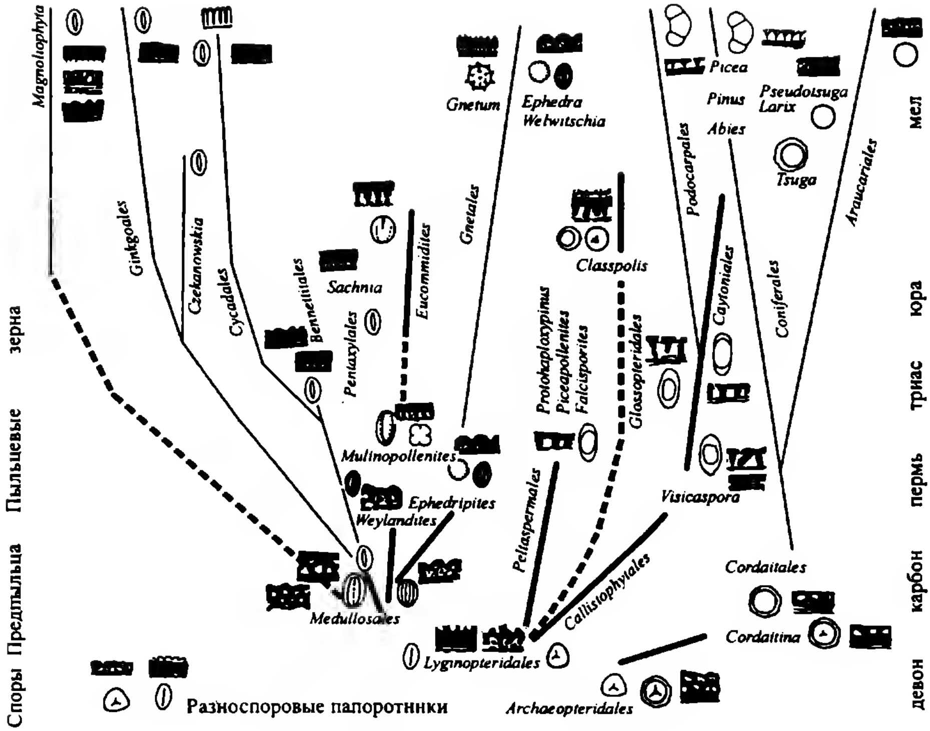
Таким образом, предки *Lyginopteridales* для нас до сих пор остаются загадкой. Известно только, что они относились к девонским разноспоровым папоротникам, из которых, по-видимому, произошли и представители археоптерисовых.

Лигиноптерисовые и медуллозовые оказались высоко пластичными и эволюционно подвинутыми растениями, и именно они дали огромное разнообразие приспособительных признаков в строении спородермы, позволивших мужскому гаметофиту перейти на принципиально новый структурный уровень организации (см. рисунок).

Четко выявляются 3 основных типа предпыльцы и пыльцы. Один, берущий начало в верхнем девоне от лигиноптерисовых, и два других, идущих от нижнего карбона, по-видимоыу, связаниимх с медуллозовыми. Первый характеризуется отсутствием типичных борозд и сплошного толстого покрова, наличием ячеистой эктэкзины, а также воздушных мешков, одновременно играющих роль гармомегатов и способствующих переносу предпыльцы и пыльцы воздушными потоками. В качестве апертур здесь формируются весьма специфические дистально расположенные структуры, получившие название лептом. Эти апертуры не имеют четких очертаний, всегда связаны с воздушными мешками. Форма лептом обычно приближается к прямоугольной, иногда квадратной. В этом месте экзина очень тонкая, и в случае слабого тургора содержимое предпыльцы и пыльцы значительно втягивается вглубь, при этом сближая воздушные мешки, в результате чего поверхность лептомы закрывается. Тем самым уменьшается испарение влаги. Расстояние между мешками при этом по очертаниям напоминает борозду и часто принимается за нее. Лептомы принято считать редуцированными бороздами, однако правильнее, вероятно, видеть в них иные образования и не смешивать при палиноморфологических описаниях с бороздами.

К этому типу относятся предпыльцевые и пыльцевые зерна представителей порядков *Peltaspermales*, *Glossopteridales*, *Callistophytales*, *Caytoniales*, *Podocarpales*, *Cordaitales*, *Coniferales* и *Araucariales*.

Судя по возрасту ископаемых остатков и морфологическим признакам спородермы, уже на самых ранних этапах эволюции семенных папоротников, вероятно, от ближайших предков лигиноптерисовых возникли растения, имеющие предпыльцу типа *Cordaitina*. Для кордаитины характерна шарообразная, слегка сдавленная с



Возможная эволюция пыльцевого зерна.

полюсов форма, расположенная по экватору оторочка и проксимальная 3-лучевая щель. Эктэкзина отчетливо ячеистая (альвеолярная), эндэкзина ламеллятная. По своему морфологическому строению предпыльца *Cordaitina* весьма сходна с таковой некоторых *Lyginopteridales* и спорами *Archaeopteridales*.

Семенные папоротники, продуцировавшие предпыльцу *Cordaitina*, несомненно были предками кордаитовых (порядок *Cordaitales*). В отличие от *Cordaitina* у кордаитовых имеются уже пыльцевые зерна, лишенные проксимальной щели и вообще каких-либо апертур. Функцию гармомегата у них выполняет тонкая экзина, окружающая корпус пыльцевого зерна и многочисленные ячеи, расположенные в оторочке. От *Cordaitales*, по всей вероятности, происходят пыльцевые зерна порядков *Coniferales* и *Araucariales*. У араукариевых полностью отсутствуют апертуры, а растяжение спородермы осуществляется за счет свободных, не связанных в плотный каркас гранул эктэкзины и ламелл эндэкзины. Переход ячеистых структур эктэкзины (характерных для *Cordaitales*) в гранулярные — явление широко известное в разных группах семенных растений. Оно осуществляется в результате ускорения процессов формирования микроспор в полости пыльника и отложения мономеров спорополленина на более ранних стадиях формирования матрикса эктэкзины, в то время как последний состоит еще из отдельных, не слившихся или не полностью слившихся между собой везикул.

Пыльцевые зерна представителей порядка *Coniferales*, особенно видов рода *Tsuga*, отличаются от пыльцы кордаитовых только несколько более тонкой и рыхлой экзиной. Роды *Larix*, *Pseudotsuga* имеют безапертурные, шарообразные пыльцевые зерна с гранулярной эктэкзиной. У *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria* пыльца также весьма сравнима с кордаитовыми, отличаясь от пыльцы последних лишь наличием лептомы и 2 воздушных мешков вместо единой экваториальной оторочки.

Более специализированные пыльцевые зерна представителей *Cupressaceae*, *Taxodiaceae*, *Taxaceae* и других в настоящей работе не рассматриваются.

От *Lyginopteridales*, по-видимому, берет начало порядок *Callistophytales*, для которого известна предпыльца *Visicaspora*, широко встречающаяся в карбоне и перми. M. Millay и D. Eggert (1970) изучили предпыльцу *Visicaspora* из синангиев *Idanothekion*. Она билатерально-симметричная, с экваториальной оторочкой, расширяющейся с 2 сторон параллельно дистальной лептоме. Как показали результаты электронно-микроскопических исследований, проведенных нами совместно с Н. Е. Завьяловой и А. В. Гоманьковым, экзина в области оторочки ячеистая, внутри расширенных мест имеются небольшие воздушные полости. Эктэкзина в области корпуса тонкая, но более плотная, в ней выявляются покров с неровной внутренней поверхностью и подстилающий слой. Сходное с предпыльцой *Visicaspora*, но несколько более специализированное строение имеет предпыльца *Caytonanthus* (порядок *Caytoniales*) (Zavada, Crepet, 1986; Osborn, 1994).

Пыльцевые зерна *Podocarpales* по внешней морфологии и ультраструктуре близки к таковым *Caytoniales*.

Предпыльца представителей порядка *Peltaspermales* (*Protohaploxyplnus*, *Piceapollenites*, *Falcisporites*) сходна с таковой *Callistophytales*, что может свидетельствовать в пользу общности происхождения этих порядков.

Большой интерес представляет предпыльца, относимая к глоссоптерисовым семенным папоротникам (порядок *Glossopteridales*). Известно, что свое начало эти растения ведут с карбона. Представители глоссоптерисовых имели предпыльцу типа дисперсного рода *Protohaploxypinus*, изученную из спорангиев *Arberiella* и пыльцевой камеры семян *Senathesa murulidihensis* Banerjee (Surange, Chandra, 1975; Мейен, 1987; Zavada, 1991, и др.).

К порядку глоссоптерисовых относят также более или менее крупные предпыльцевые зерна, имеющие проксимальную 3-лучевую щель и дистальный гармомегат. Такого типа предпыльца была выделена из *Polytheca elongata* Pant et Nautiyal из пермских отложений Индии (Pant, Nautiyal, 1960). Эта предпыльца сходна с предпыльцой дисперсного рода *Marsupipollenites*, ультраструктура которой изучена C. Foster и P. Price (1982). Эктэкзина имеет покров, от которого внутрь отходят крупные гранулы, эндэкзина ламеллятная. К этому типу предпыльцы близка также предпыльца формальных родов *Classopollis* или *Corollina* (Traverse et al., 1975; Thomas et al., 1984; Pocock et al., 1990). Эктэкзина состоит из мелких столбикообразных выростов, объединенных общим подстилающим слоем. За ним следует толстый электронно-плотный покров, образованный тонким слоем, с которого свисают крупные, неровные выросты. Снизу эти выросты между собой не связаны (в отличие от типичных столбиков, характерных для покрытосеменных растений). Эндэкзина ламеллятная.

Предпыльцевые и пыльцевые зерна, имеющие складчато-ребристую поверхность и гранулярную покровную экзину, едины по происхождению и берут начало от предпыльцы медуллозовых. В дисперсном состоянии, начиная с перми, обнаруживается предпыльца *Ephedripites*, ультраструктуру которой исследовала L. Trevisan (1980). По-видимому, эта пыльца принадлежала семенным папоротникам, давшим начало гнетовым.

К *Ephedripites*, вероятно, близки изученные нами предпыльцевые зерна формального пермского рода *Mulinopollenites*. В настоящее время их описывают как 4-бороздные, однако, судя по ультратонкому строению экзины (отсутствие бороздной мембраны, формирование за счет складок эктэкзины четких ребер), их правильнее, по-видимому, считать 4-реберными. Эндэкзина тонкая, мелкозернистая. Эктэкзина покровная. К нижней стороне покрова плотно примыкают гранулы, расположенные в один ряд.

Между предпыльцой *Mulinopollenites* и *Eucommidites* (Trevisan, 1980) наблюдается определенное сходство. Оно прежде всего выражается в ультраструктуре экзины (мелкозернистая эндэкзина, к нижней стороне покрова примыкают гранулы, образующие колоннообразные выросты).

Пыльца *Eucommidites* считается 3-бороздной. По-видимому, ее правильнее называть 3-реберной.

Дистально-однобороздные пыльцевые зерна, столь характерные для порядков голосеменных растений *Bennettitales*, *Pentaxylales*, *Cycadales*, *Ginkgoales*, а также для многих наиболее древних двудольных и однодольных покрытосеменных, по-видимому, произошли от дистально-бороздных предпыльцевых зерен порядка *Medullosales*. Ультраструктура и возможные родственные связи пыльцевых зерен такого типа неоднократно описаны нами и другими палинологами (Мейер, 1980а, б).

Таким образом, проведенный анализ строения спородермы предпыльцы и пыльцы семенных растений позволил установить основные пути их эволюции. Исходными представляются предпыльцевые зерна различных групп семенных папоротников, которые дали в разных линиях развития все разнообразие пыльцевых зерен современных голосеменных и покрытосеменных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.

Мейер Н. Р. Основные направления эволюции спородермы семенных растений // Палинология в СССР. М., 1980а. С. 38—40.

Мейер Н. Р. Вероятные направления эволюции голосеменных и некоторых покрытосеменных // Эволюция растений. 1980б. С. 86—92.

Мейер-Меликян Н. Р., Завьялова Н. Е. Дисперсные дистально-бороздные пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 10—22.

Тельнова О. П., Мейер-Меликян Н. Р. Споры пограничных отложений девона и карбона Тимано-Печорской провинции. СПб., 1993. 125 с.

Chaloner W. G. The evolution of miospore polarity // Geoscience and Man. 1970. Vol. 1. P. 47—56.

Courvoisier I. M., Phillips T. L. Correlation of spores from Pennsylvanian coal-ball fructifications with dispersed spores // Micropalaeontology. 1975. Vol. 21. P. 45—59.

Drinnan A. N. Stephanospermum konopeunus // Bot. Gaz. 1990. Vol. 15. P. 385—401.

Drinnan A. N., Crane P. R. A synopsis of medullosan pollen organs from the middle Pennsylvanian Mazon creek flora of northeastern Illinois, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 80. P. 235—257.

Eggert D. A., Rothwell G. W. Stewartiotheca gen. nov. and the nature and origin of complex permineralised medullosan organs // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. P. 851—866.

Florin R. On the morphology of the pollen-grains in some Palaeozoic pteridosperms // Sven. Bot. Tidskr. 1937. Vol. 31. P. 305—338.

Foster C. V., Price P. L. Exine intrastructure of *Praecolpatites sinuosus* (Balme and Hennelly) Bharadwaj and Srivastava 1969, and *Marsupipollenites triradiatus* Balme and Hennelly 1956 // Palaeobotanist. 1982. Vol. 28-29. P. 177—187.

Kurmann M. N., Taylor T. N. The ultrastructure of *Boulaya fertilis* (*Medullosales*) pollen // Pollen and spores. 1984. Vol. 26. P. 109—116.

Leisman G. A., Peters I. S. A new pteridosperm male fructification from the Middle Pennsylvanian of Illinois // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. P. 867—873.

Meyer-Berthaud B. First gymnosperm fructifications with trilete prepollen // Palaeontographica 1989. Abt. B. 211. P. 87—112.

Meyer-Berthaud B., Galtier I. Studies on a Lower Carboniferous flora from Kingswood near Pettycur, Scotland. II. Phacelotheca, a new synangiate fructification of pteridospermous affinities // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 48. P. 181—198.

Meyer-Melikian N. R., Zavyalova N. E., Severova E. E. Sporoderm ultrastructure of fossil and modern seed plants // IX Intern. palynol. congr.: Progr. and abstr. 1996. P. 105.

Mickle I. E., Leary R. L. Aulacotheca collicola n. sp. (*Medullosaceae*) from the Early Pennsylvanian of the Illinois Basin // Rev. Palaeobot. Palynol. 1984. Vol. 43. P. 343—457.

Millay M. A., Eggert D. A. Idanothekion gen. n., a synangite pollen organ with saccate pollen from the Middle Pennsylvanian of Illinois // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. P. 50—61.

Millay M. A., Taylor T. M. Evolutionary trends in fossil gymnosperm pollen // Rev. Palaeobot. Palynol. 1976. Vol. 21. P. 65—91.

Millay M. A., Taylor T. N. Palaeozoic seed fern pollen organs // Bot. Rev. 1979. Vol. 45 P. 301—375.

Osborn I. M. The morphology and ultrastructure of *Caytonanthus* // Can. J. Bot. 1994. Vol. 10. P. 1519—1527.

Pant D. D., Nautiyal D. D. Some seed and spores of Glossopteris Flora from Raniganj Coalfield, India // Palaeontographica. 1960. Abt. B. Vol. 107. P. 41—64.

Pocock S. A. I., Vasanthy G., Venkatachala B. S. Pollen Circumpolles — an enigma or morfotrends showing evolutionary adaptation // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 65. P. 179—193.

Poort R. I., Visscher H., Dilcher D. L. Zoidogamy in fossil gymnosperms; The centenary of a concept, with special reference to prepollen of late Palaeozoic conifers // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. Vol. 93. P. 11 713—11 717.

Renault B. Bassin houiller et permien d'Autin et d'Epinac IV. Flore fossile, Deuxieme patrie — Etudes des Gites Mineraux de la Frauce. Ministere des Travaux Publics. Paris, 1896. 580 p.

Rothwell G. W., Mickle I. E. Rhetinotheca patens n. sp., a medullosean pollen organ from the Upper Pennsylvanian of North America // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 36. P. 361—374.

Stidd B. M. The current status of medullosan seed ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 32. P. 63—101.

Stidd B. M., Leisman G. A., Phillips T. L. Sullitheca dactylifera gen. et sp. n.: a new medullosan pollen organ and its evolutionary significance // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 58. P. 300—308.

Stidd B. M., Rischbieter M. O., Phillips T. L. A new lyginopterid pollen organ with alveolate pollen exines // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 501—508.

Surange K. R., Chandra S. Morphology of the Gymnospermous fructifications of the Glossopteris Flora and their relationships // Palaeontographica. 1975. Abt. B. 149. P. 153—180.

Taylor T. M., Zavada M. S. Developmental and fnnctional aspects of fossil pollen // Pollen and Spores, Form and Function / Ed. by S. Blackmore, I. Ferguson. Linnean Society Symp. Ser. 12. 1986. P. 165—178.

Taylor T. N. Halletheca reticulatus gen. et sp. n.: a synangiate Pennsylvanian pteridosperm pollen organ // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 64. P. 300—308.

Taylor T. N. The ultrastructure and reproductive significance of *Monoletes* (*Pteridospermales*) pollen // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 3105—3118.

Taylor T. N., Millay M. Pollination biology and reproduction in early seed plants // Rev. Palaeobot. Palynol. 1979. Vol. 27. P. 329—355.

Taylor T. N., Rothwell G. W. Studies of seed ferm pollen: development of the exine in *Monoletes* (*Medullosales*) // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. P. 570—578.

Thomas N., Taylor T. N., Kenneth L. Ultrastructure and development of Mesozoic pollen: *Classopollis* // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. P. 575—587.

Traverse A., Cornet B., Ames H. T. A new look at the *Classopollis*—*Circulina* taxonomic-nomenclatural problem // Geosci. Man. 1975. P. 159—160.

Trevisan L. Ultrastructural nores and considerations of *Ephedripites*, *Eucommidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Creteceous sediments of southern Tuscany (Italy) // Pollen et Spores. 1980. Vol. 22. P. 85—132.

Zavada M. S. The ultrastructure of pollen found dispersed sporangia of *Arberiella* (*Glossopteridaceae*) // Bot. Gaz. 1991. Vol. 152. P. 248—255.

Zavada M. S., Crepet W. L. Pollen wall structure of *Caytonanthus arberi* // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 153. P. 259—264.

Московский государственный университет

Получено 9 II 2000

SUMMARY

The study of sporoderm morphology and ultrastructure in gymnosperms (including seed ferns) and angiosperms has been made. Possible paths of evolution in pollen grains, which originated from different seed fern groups has been revealed. Numerous ways of pollen grain specialization which resulted in observed diversity of modern gymno- and angiosperm pollen grains has been followed. These ways are shown in the original scheme of possible evolution of pollen grains in seed plants.

УДК 581.3

© Г. Е. Титова

О ПРИРОДЕ ПСЕВДОМОНОКОТИЛИИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

G. E. TITOVA. ON THE NATURE OF PSEUDOMONOCOTYLY IN FLOWERING PLANTS

Приведены сведения по истории развития представлений о явлении псевдомонокотилии, ее основных формах и степени распространения у цветковых растений. На основании оригинальных данных по особенностям заложения семядолей и изменению некоторых морфометрических параметров их развития у растений с различными типами строения семядольного аппарата зародыша (анизокотилией — *Trapa*, синкотилией — *Nelumbo*), а также результатов молекулярно-генетических и экспериментальных исследований по морфогенезу зародыша цветковых предложен вариант, примиряющий 2 основные гипотезы о происхождении единственной семядоли у односемядольных двудольных: «недоразвития» (Hegelmaier, 1878) и «синкотилии» (Sargant, 1903). Образование последней может происходить различными способами: путем уни- и бимаргинальной синкотилии, анизокотилии на базе гетерохронии в закладке семядолей и др. Однако в основе этого широкого спектра явлений, по-видимому, всегда лежит процесс конгенитального срастания семядолей, контролируемый на генетическом уровне, возникающий как следствие редукции полярного транспорта ауксинов в зародыше и обусловливающий общие особенности его развития у односемядольных двудольных.

Ключевые слова: проблема однодольности, происхождение семядоли, псевдомонокотилия, анизокотилия, синкотилия, гетерокотилия, зародыш, цветковые растения, *Trapa natans*.

Явление псевдомонокотилии, или образования односемядольного зародыша у двудольных растений, представляет значительный интерес с точки зрения познания закономерностей морфологической эволюции цветковых растений и особенно происхождения однодольного зародыша. В связи с возрастанием в последнее время числа сторонников точки зрения о большей древности и первичности зародыша однодольных растений по отношению к таковому двудольных (Vallade et al., 1993; Цвелев, 1997; Burger, 1998, и др.) возникает настоятельная необходимость ревизии существующих представлений о природе этого явления, послужившего, как известно, одним из основных аргументов в пользу противоположной точки зрения, а именно происхождения однодольного зародыша от двудольного (Тахтаджян, 1954, 1966, 1970, и др.).

Термин «псевдомонокотилия» (от греч. pseudo — ложный, фальшивый, monos — один и kotuledun — чашевидный сосуд) — «ложная однодольность» — был введен A. Winkler в 1874 г. в связи с представлениями ранних авторов (Hofmeister, 1861; Hanstein, 1870; Фаминцын, 1879) о существовании принципиальных различий в строении зародышей однодольных и двудольных растений. Подразумевалось, что в отличие от зародыша настоящих однодольных растений, где семядоля занимает терминальное положение и является производной апикальной клетки *ca* двуклеточного проэмбрио, а вегетативная точка роста — латеральное и образована производными базальной клетки *cb*, у односемядольных двудольных (например, *Carum bulbocastanum*, *Corydalis cava* Schw. et Kte., *Trapa natans* L. и др.), как и у типичных двудольных, семядоля всегда является латеральным органом, а точка роста — терминальным, причем и та и другая являются производными апикальной клетки *ca*.

Однако почти в это же время F. Hegelmaier (1878) показал, что начальные этапы развития зародыша ряда однодольных, двудольных и ложнооднодольных растений осуществляются сходным образом: и семядоли, и апекс побега образуются из производных клетки *ca*. При этом в зародыше ложнооднодольных видов один из зачатков семядолей подавляется в развитии, вследствие чего создается впечатление

Виды цветковых растений, характеризующиеся различными формами псевдомонокотилии

Семейство	Вид	Жизненная форма	Тип прорастания
	Односемядольные двудольные		
Apiaceae	Виды родов: *Carum, Smyrnium, Conopodium, Biasolettia, Bunium bulbocastanum, Balansaea fontanesii, Erigenia bulbosa, Astoma seselifolium, Scaligeria cretica*	Геофит	Эпигеальный
Ranunculaceae	*Ranunculus ficaria, R. glacialis, Anemone apennina, A. flaccida, Shibateranthis pinnatifida*	»	»
Fumariaceae	*Corydalis cava, C. ochroleuca, C. intermedia*	»	Гипогеальный
Portulacaceae	*Claytonia virginica*	»	Эпигеальный
Primulaceae	*Cyclamen persicum*	»	»
Lentibulariaceae	*Pinguicula vulgaris, P. alpina*	?	»
	Анизокотилярные		
Nictaginaceae	Виды родов: *Abronia, Allionia*	?	?
Trapaceae	*Trapa natans* s. l.	Гидрофит	Гипогеальный
	Гетерокотилярные		
Peperomiaceae	*Peperomia peruviana*	Геофит	»
Gesneriaceae	Виды трибы *Cyrtandroidea*	?	Эпигеальный

наличия единственной семядоли. Таким образом, зародыш этих растений «симулирует» состояние односемядольности, в связи с чем Hegelmaier вкладывает в понятие «ложная однодольность» уже несколько иное значение.

Дальнейшие работы в этой области (Hildebrand, 1899; Sterckx, 1900; Sargant, 1903, и др.) поставили под сомнение присутствие в зародыше некоторых ложнооднодольных растений (главным образом из сем. *Ranunculaceae*) рудимента второй семядоли, за который нередко ошибочно принимают часть влагалищного охвата единственной семядоли. В них также были приведены аргументы в пользу возможности образования единственной семядоли путем конгенитального срастания двух исходных: наличие у некоторых видов выемки в верхней части семядоли, двойное строение ее проводящей системы и др. Учитывая эти факты, некоторые авторы (H. Winkler, 1931; Arzt, 1933) стали понимать термин «псевдомонокотилия» более широко, признавая возможность отсутствия второй семядоли в зародыше ложнооднодольных растений, причем в результате не только крайней степени редукции одной из двух семядолей, но и их полного срастания в процессе эмбриогенеза. Однако позднее известный немецкий эмбриолог B. Haccius (1952) все же справедливо предложила разграничить эти явления и называть случаи сохранения в зародыше рудимента второй семядоли **анизокотилией** (от греч. aniso — неравный и kotuledun). Для тех случаев, когда в зародыше имеется единственная семядоля (без каких-либо следов второй), независимо от способа ее возникновения (срастания или недоразвития) она предложила использовать термин «**односемядольные двудольные**» («monocotyledonous dicotyledons»), который хотя и не совсем удачен с точки зрения стилистики, но точно отражает суть имеющихся различий между двумя упомянутыми категориями зародышей.

Следует отметить, что одной из форм псевдомонокотилии также является так называемая **гетерокотилия** (от греч. heteros — другой, различный, разнородный, и kotuledun), которую нередко отождествляют с анизокотилией. Однако при гетерокотилии происходит не подавление развития одной из двух семядолей в процессе эмбриогенеза, а появление различий в их строении, функциях и поведении главным образом в процессе прорастания (например, у видов семейств *Peperomiaceae*, *Gesne-*

riaceae — Hill, 1906, 1938). Исходя из этого, Haccius (1952) считает необходимым различать и эти два класса явлений, а термин «псевдомонокотилия» изъять из обращения в силу его многозначности. Тем не менее его традиционно используют во многих современных изданиях (Данилова, Кирпичников, 1985, и др.).

Как известно, дискуссия в отношении способа происхождения семядоли и апекса побега в зародыше двудольных, однодольных и ложнооднодольных видов разделила эмбриологов на сторонников общности и независимости происхождения однодольных и двудольных растений; различное решение вопроса о морфологической природе единственной семядоли у ложнооднодольных растений породило существование нескольких гипотез о происхождении единственной семядоли зародыша однодольных: путем недоразвития одной из семядолей зародыша двудольных («гипотеза недоразвития» — Hegelmaier, 1878), их срастания («гипотеза синкотилии» — Sargant, 1903) и постепенного расхождения в эволюции их функций («гипотеза гетерокотилии» — Hill, 1906). Детальный обзор этих гипотез и аргументов «за» или «против» них приводился в литературе неоднократно (Яковлев, 1946; Guignard, 1961; Кудряшов, 1964; Батыгина, 1974; Батыгина, Красников, 1997; Титова, 1997а, б, и др.).

Исследование развития зародыша у различных ложнооднодольных растений, проведенное Haccius с соавт. (Haccius, 1952, 1953a, 1954; Haccius, Hartl-Baude, 1957; Haccius, Fischer, 1959, и др.), показало, что большинство из них относится к категории «односемядольных двудольных». По данным B. Haccius, G. Trompeter (1960), имеются 17 родов из различных семейств двудольных цветковых растений, один или несколько видов которых в норме обладают односемядольным зародышем без каких-либо следов второй семядоли (см. таблицу). Число видов, отнесенных Haccius (главным образом на основании литературных данных) к категории анизокотилярных, ограничено и включает преимущественно представителей тех семейств и порядков, для которых характерно наличие согнутого зародыша — так называемые Curvembryonatae (например, семейства *Nictaginaceae*, *Cactaceae* — пор. *Caryophyllales*; сем. *Brassicaceae* — пор. *Capparales*).

Исследование Haccius выявило также принципиальное сходство в развитии зародыша односемядольных двудольных и настоящих однодольных растений, проявляющееся не только в едином происхождении семядоли и апекса вегетативного побега (из производных клетки *ca*), но и в целом ряде других признаков (см. ниже).

И наконец, результаты сравнительного анализа особенностей заложения семядолей и нодальной анатомии зародыша и проростка у «односемядольных двудольных» и видов с частичным конгенитальным срастанием семядолей в виде семядольной трубки привели Haccius к выводу о том, что единственная семядоля у этих растений (за исключением зонтичных, — Haccius, 1952) гомологична одной из двух семядолей двусемядольного зародыша и возникла в результате не срастания, а постепенного подавления одной из двух семядолей зародыша двудольных. В качестве основных доказательств она приводит данные об отсутствии следов срастания в строении проводящей системы зародыша односемядольных двудольных, совпадении плоскостей медианной жилки единственной семядоли и ксилемной пластинки диархной стелы гипокотиль-корневой оси в односемядольном зародыше *Anemone apennina* L. (*Ranunculaceae*), как и в двусемядольном зародыше видов с семядольной трубкой из этого же рода (*Anemone blanda* Schott et Kotschy) (Haccius, Fischer, 1959) и других родов (*Eranthis hiemalis* Salisb. — *Ranunculaceae*; *Podophyllum emodi* Wall., *P. peltatum* L. — *Berberidaceae*) (Haccius, 1953b), а также редкие факты сохранения рудимента второй семядоли у некоторых односемядольных двудольных: *Pinguicula alpina* L., *Ficaria verna* Huds., *Cyclamen persicum* Mill. (Haccius, 1953a, 1954).

Для подтверждения этого вывода Haccius привлекла результаты исследований по экспериментальной индукции различных типов отклонений в развитии семядольного аппарата зародыша (поли-, анизо-, син- и акотилии) у *Eranthis hiemalis* путем воздействия на него ростовых веществ различного класса (Haccius, 1960; Haccius, Trompeter, 1960, и др.). Основываясь на них, она вновь приводит доводы в пользу анизокотилярной природы единственной семядоли у односемядольных двудольных и соответственно гипотезы недоразвития, делая акцент на структуре ее основания (окружающего почечку лишь частично, а не кольцом, как у видов со срастанием семядолей в виде семядольной трубки), а также ускорении развития зародышевой почечки (увеличении ее емкости), наблюдаемые при индуцированной анизокотилии, а также у настоящих однодольных растений.

Результаты фундаментального труда Haccius нашли поддержку в работах большого числа авторов — сторонников гипотезы недоразвития (Guignard, 1961; Кудряшов, 1964; Guignard, Mestre, 1969; Батыгина, 1974; Ly Thi Ba, 1981, и др.) и, казалось бы, положили конец дискуссии, длившейся более 100 лет. Однако в 1980—1990-е гг. XX столетия она разгорается вновь. Ряд авторов (Haines, Lye, 1979; Van Cotthem, 1983; Juguet, 1992) утверждают, что единственная семядоля у односемядольных двудольных является продуктом конгенитального срастания двух исходных семядолей. При этом R. Haines и K. Lye (1979) обращают внимание на исключительную редкость образования рудимента второй семядоли, тем самым подвергая сомнению его существование. M. Juguet (1992) на основании полученных с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии данных по становлению симметрии и заложению семядолей в зародыше различных цветковых растений заключает, что в эмбриогенезе односемядольных двудольных не прослеживается каких-либо следов гетерокотилии. В то же время другие исследователи (Jong, Burtt, 1975; Jong, 1978) вновь свидетельствуют о наличии гетерокотилии у представителей сем. *Gesneriaceae.*

Последние десятилетия характеризовались развитием новых подходов и методов к изучению морфогенеза зародыша цветковых растений — системного комплексного (Batygina, Vasilyeva, 1981), экспериментального (Rosenblum, Basile, 1984; Liu et al., 1993), молекулярно-генетического (Meinke, 1985, и др.) — и накоплением информации о его строении и регуляции развития. К новым можно отнести также подход, успешно используемый в исследованиях по морфогенезу аппендикулярных органов на вегетативном апексе побега растений с различными типами филлотаксиса (Green, 1985; Mark, Hackett, 1991, и др.). В нем придается важное значение таким факторам морфогенеза, как форма (тип симметрии) и размер апикального домена при его переходе к органогенезу, взаимное положение и размер образующихся на апексе примордиев и т. д., т. е. анализу изменений ряда морфометрических параметров в процессе морфогенеза и характеристике ростовых процессов, лежащих в их основе. Роли этих факторов в морфогенезе зародыша практически не уделяется внимания, хотя их важность непосредственно вытекает из анализа результатов проведенных ранее исследований. Использование именно этого подхода к изучению эмбриогенеза видов с различными типами строения семядольного аппарата (естественной ди-, моно-, син-, анизо- и акотилией) (Titova, Andronova, 1996; Andronova, 1997, 1998, 1999; Titova, 1998, 1999) наряду с анализом данных молекулярно-генетических и экспериментальных исследований позволило критически переосмыслить имеющиеся факты и по-новому взглянуть на природу псевдомонокотилии у цветковых растений.

Одним из интереснейших и недостаточно изученных представителей ложнооднодольных растений, зародыш которых характеризуется анизо(гетеро)котилией, но прямой, является водяной орех *Trapa* (сем. *Trapaceae*, пор. *Myrtales*). В процессе развития в зародыше *Trapa* формируется большая массивная семядоля, остающаяся внутри семени и выполняющая запасающую функцию при прорастании; и небольшой так называемый чешуевидный орган, выходящий на поверхность семени и выполняющий функцию фотосинтеза и защиты вегетативной точки роста (рис. 1, *1—18*). Одни преимущественно более ранние авторы (Hofmeister, 1858; Gibelli, Ferrero, 1891, и др.) считали зародыш *Trapa* односемядольным, а его чешуевидный орган — выростом влагалищного основания единственной семядоли. Большинство современных исследователей (Ram, 1956; Phylomena, Shah, 1985; Гревцова и др., 1987) полагают, что он имеет две семядоли, меньшая из которых подверглась в ходе эволюции редукции и присутствует в виде рудимента — чешуевидного органа.

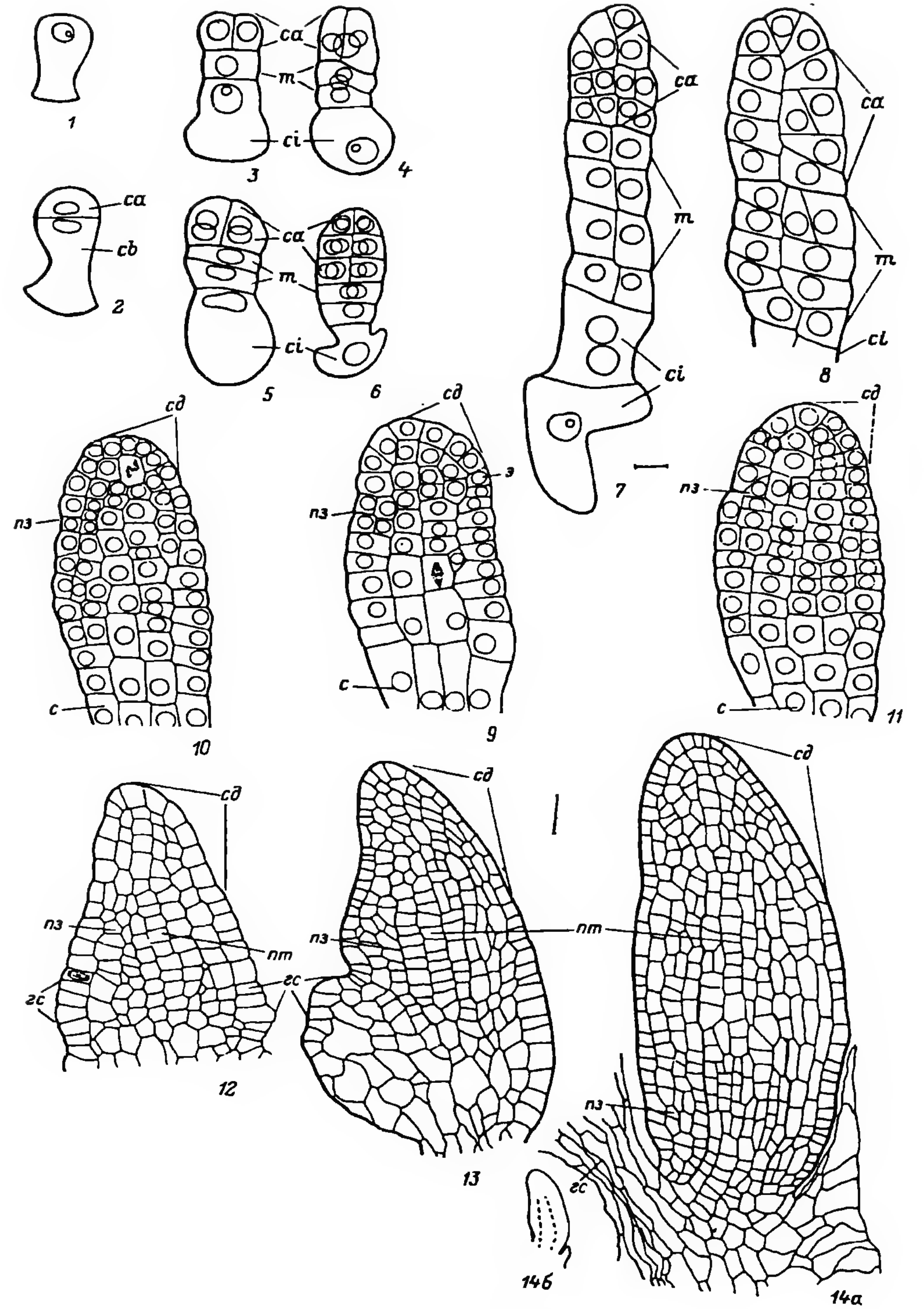


Рис. 1. Развитие зародыша *Trapa astrachanica* (по: Титова, 1988).

Фазы: *1—8* — проэмбриональная, *9—18* — эмбриональная (*14б — 18* схемат., объяснения в тексте). *ап* — апекс побега, *бп* — боковая почечка, *гс* — гаусторий суспензора, *пз* — «покоящаяся зона», *пп* — проводящий пучок, *пт* — прокамбиальный тяж, *с* — суспензор, *сд* — большая семядоля, *ч* — чешуевидный орган, *э* — эмбриодерма, *ca* — апикальная клетка двуклеточного проэмбрио, *cb* — его базальная клетка, *ci* — нижняя клетка т-образной тетрады, *m* — ее средняя клетка. Масштабная линейка: *1—14* — 0.01 мм; *14б—18* — 0.1 мм.

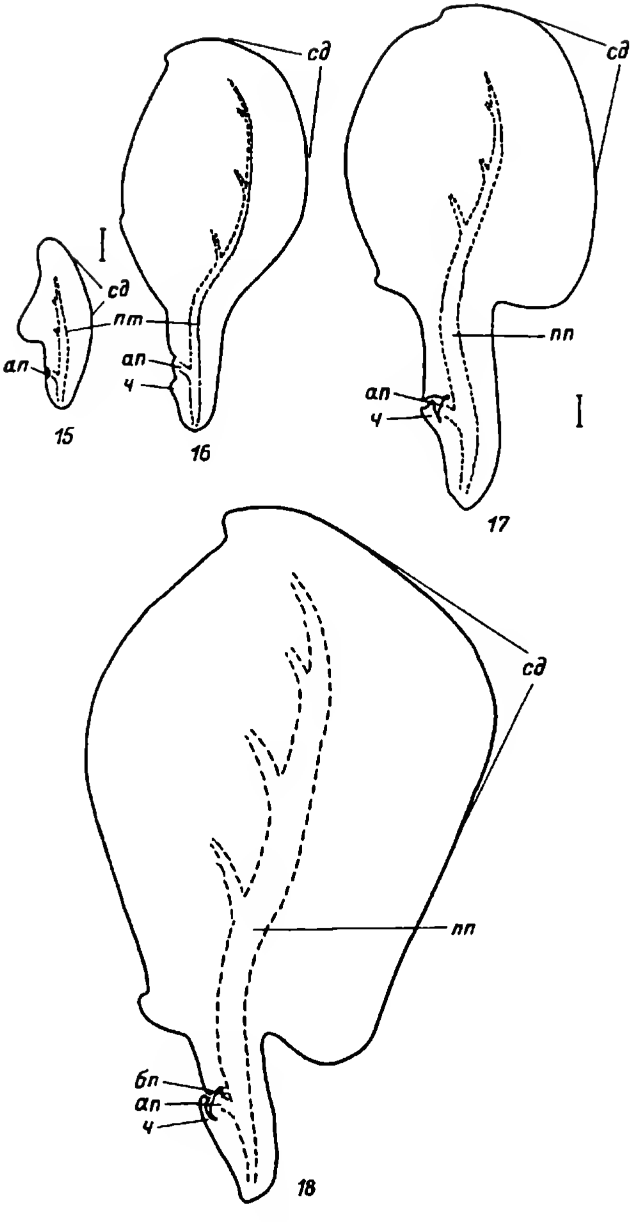


Рис. 1 (*продолжение*).

Детальное исследование процесса заложения органов в зародыше трех видов *Trapa* (*T. astrachanica* (Fler.) Winter, *T. natans* L., *T. manshurica* Fler.) методами световой (СМ) и сканирующей электронной (СЭМ) микроскопии, а также анализ изменений некоторых морфометрических параметров развития его апекса побега, выполненный по методу J. Mark, W. Hackett (1991), показали, что чешуевидный орган в зародыше *Trapa*, действительно, представляет собой зачаток второй семядоли. Об этом свидетельствуют способ заложения и положение его примордия в зародыше — как и семядолей типичных двудольных растений, а также формирование боковой почечки в его пазухе на поздних стадиях эмбриогенеза. Однако процесс инициации чешуевидного органа сдвинут во времени относительно такового большей семядоли.

При этом его развитие отличается от последней по способу заложения, характеру роста и размерам примордия, степени сосудистого снабжения (Титова, 1988, 1996; Titova, 1999).

При переходе к органогенезу в зародыше *Trapa* отсутствуют уплощение его апикальной части и изменение ее формы с округлой на эллипсоидальную, т. е. в зародыше не наблюдается становления билатеральной симметрии и соответственно стадии сердечка, свойственных зародышам типично двудольных растений. На этой стадии в зародыше происходит заложение примордия лишь одной — большей семядоли, который образуется с участием периклинальных делений клеток как в эпидермальном, так и субэпидермальном слоях апикальной части таким образом, что ширина его основания составляет около 2/3 окружности последней (угол охвата 240° соответственно) (рис. 1, *9—11*; табл. I, *1—3*; II, *1—6*).

Инициали апекса побега и чешуевидного органа на данной стадии развития ни морфологически, ни цитологически не выявляются и, по-видимому, представлены группой из нескольких клеток, расположенных в основании большей семядоли. В течение некоторого времени эта группа клеток пребывает в состоянии покоя, образуя «покоящуюся зону» (рис. 1, *12—14*; табл. I, *4—6*) и начинает развитие, когда бóльшая семядоля становится массивной, в зародыше начинают формироваться элементы проводящей системы, а гаусторий суспензора, контактирующий с подиумом в халазальной части семени, достигает максимальной активности. Вначале наблюдается обособление зоны апекса побега, проявляющееся в меристематизации ее клеток и переходу их к делению (рис. 1, *15*; табл. I, *7*; II, *5—6*; III, *1а—1б*). И лишь при достижении конусом нарастания около 150 мкм в диам. происходит инициация примордия чешуевидного органа. Он образуется в целом супротивно большей семядоле с участием периклинальных делений клеток только в субэпидермальном слое апекса, имеет ширину основания примерно в 1/3 окружности апекса (угол охвата около 120°) и лишен сосудистого снабжения в ходе всего развития (рис. 1, *16—18*; табл. I, *8*; II, *7—9*; III, *2а*, *2б*, *3а—3в*).

Следует отметить, что более точное наблюдение за положением примордия чешуевидного органа по отношению к большей семядоле и измерение угла дивергенции между ними показали наличие некоторого одностороннего сближения их зачатков (угол дивергенции равен 172°, а не 180°, как при супротивном типе филлотаксиса), а также различие в глубине синусов между ними (табл. II, *7—9*). Эти особенности развития связаны со спецификой роста примордиев большей семядоли и чешуевидного органа. В отличие от последнего рост примордия большей семядоли в высоту на ранних стадиях осуществляется преимущественно за счет интеркалярного роста его основания. По-видимому, именно этот процесс обусловливает быстрое, практически сразу после заложения большей семядоли, изменение положения клеток покоящейся зоны из горизонтального в почти вертикальное — под углом 90° к гипокотиль-корневой оси, так что создается впечатление ее «латерального» положения в зародыше (рис. 1, *12—15*; табл. I, *4—7*; III, *1а*).

Рост примордия чешуевидного органа на начальных этапах развития осуществляется главным образом за счет деятельности его апикальной меристемы (табл. III, *3а—3в*). Однако почти одновременно наблюдается распространение зоны интеркалярного роста в основании большей семядоли в направлении основания чешуевидного органа по обеим сторонам от него, следствием чего является развитие единого семядольного влагалища вокруг апекса побега и изменение положения последнего — под углом примерно 45° относительно гипокотиль-корневой оси. Преобладание этого процесса с одной из сторон от апекса побега и обусловливает различную глубину синусов между большей семядолей и чешуевидным органом, которая, однако, нивелируется в ходе развития (табл. IV, *1—2*).

По мере дальнейшего роста большей семядоли и увеличения размеров апекса примерно до 200 мкм в диам. происходит уплощение его поверхности, изменение формы с округлой на эллипсоидальную и заложение зачатков двух первых настоящих листьев супротивно друг другу: угол их дивергенции с зачатками семядолей равен 90° (рис. 1, *17*; табл. I, *9*; IV, *3—8*).

После заложения первой пары листовых примордиев на апексе побега в пазухе большей семядоли наблюдается заложение меристемы боковой почечки и на ней — пары примордиев листьев, расположенных также супротивно друг другу (рис. 1, *18*; табл. IV, *6*, *8*). В пазухе чешуевидного органа в дальнейшем также формируется боковая почечка, однако это происходит значительно позднее — в процессе прорастания, а возможно, даже в процессе доразвития зародыша, после диссеминации, что требует уточнения.

В дальнейшем на апексе побега происходит последовательное заложение еще нескольких зачатков листьев. Однако число и порядок их расположения в узлах сильно варьирует и соответствует то очередному, то супротивному, реже — мутовчатому типам филлотаксиса.

Таким образом, заложение нервых двух пар аппендикулярных органов (большой и малой семядолей, первой пары листьев) на оси зародыша *Trapa* происходит в соответствии с супротивным типом филлотаксиса. Однако наблюдаются разновременность в их закладке и подавленпе в развитии одной из семядолей при гипертрофии другой, а также сбой в последовательности заложения зачатков листьев в последующих узлах побега (2-го, 3-го и т. д., не считая семядольного). Эти данные, казалось бы, полностью подтверждают выводы Haccius и ее сторонников в отношении анизокотилярной природы единственной семядоли у ложнооднодольных растеиий. Однако сопоставление некоторых особенностей эмбриогенеза у *Trapa* и видов с естественными и тератологическими срастаниями семядолей позволяет дать несколько иную интерпретацию происходящим в зародыше ложнооднодольных растений процессам.

Haccius и Trompeter (1960) показали, что увеличение степени одностороннего конгенитального срастания семядолей у *Eranthis hiemalis* под действием веществ ауксиновой природы (НУК, 2,4Д) и ингибиторов их транспорта (ТИБК) сопровождается существенной нерестройкой проводящей системы зародыша и проростка, сдвигом их общей симметрии и частичным подавлением развития одной из семядолей. Это проявляется в постепенном усилении доминирования одной семядоли над другой, смещении ее медианной жилки, а также плоскости ксилемных полюсов диархной стелы зародышевого корня к линии слияния семядолей при постепенной редукции медианной жилки подавляемой семядоли, а также латеральных жилок обеих срастающихся семядолей со стороны линии слияния (рис. 2). В конечном итоге наблюдается состояние, свойственное односемядольному зародышу *Anemone apennina* без каких-либо следов перестройки (рис. 3; Haccius, Fischer, 1959). Эти данные несомненно заставляют нас критически отнестись к выводам Haccius в отношении гомологии единственной семядоли этого вида и одной из семядолей двусемядольного зародыша *A. blanda*.

В зародыше *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*Nelumbonaceae*), характеризующемся в норме сочетанием одно- и двустороннего частичного конгенитального срастания семядолей (в виде общего семядольного основания), помимо сближения зачатков семядолей наблюдалось запаздывание инициации подавляемой в развитии семядоли по сравнению с таковой доминирующей семядоли (рис. 4). Характерно, что, хотя в момент заложения разница в размерах примордиев почти не выражена (степень охвата их основаниями апекса составляет примерно 1/2 его окружности), в сформированном зародыше она становится вполне отчетливой. Кроме того, при данном типе срастания наблюдалось иное (по сравнению с типично двусемядольным типом) соотношение апикального и базального роста семядолей (с образованием синусов различной глубины), а также смещение апекса побега в наклонное («латеральное») положение по отношению к морфологической оси зародыша вследствие интеркалярного роста общего семядольного основания (Titova, Batygina, 1996; Titova, 1998).

Сходный характер изменений в развитии зародыша и проростка был также отмечен у ряда других видов цветковых с естественными и тератологическими срастаниями семядолей (Титова, 1997а). Таким образом, конгенитальное срастание

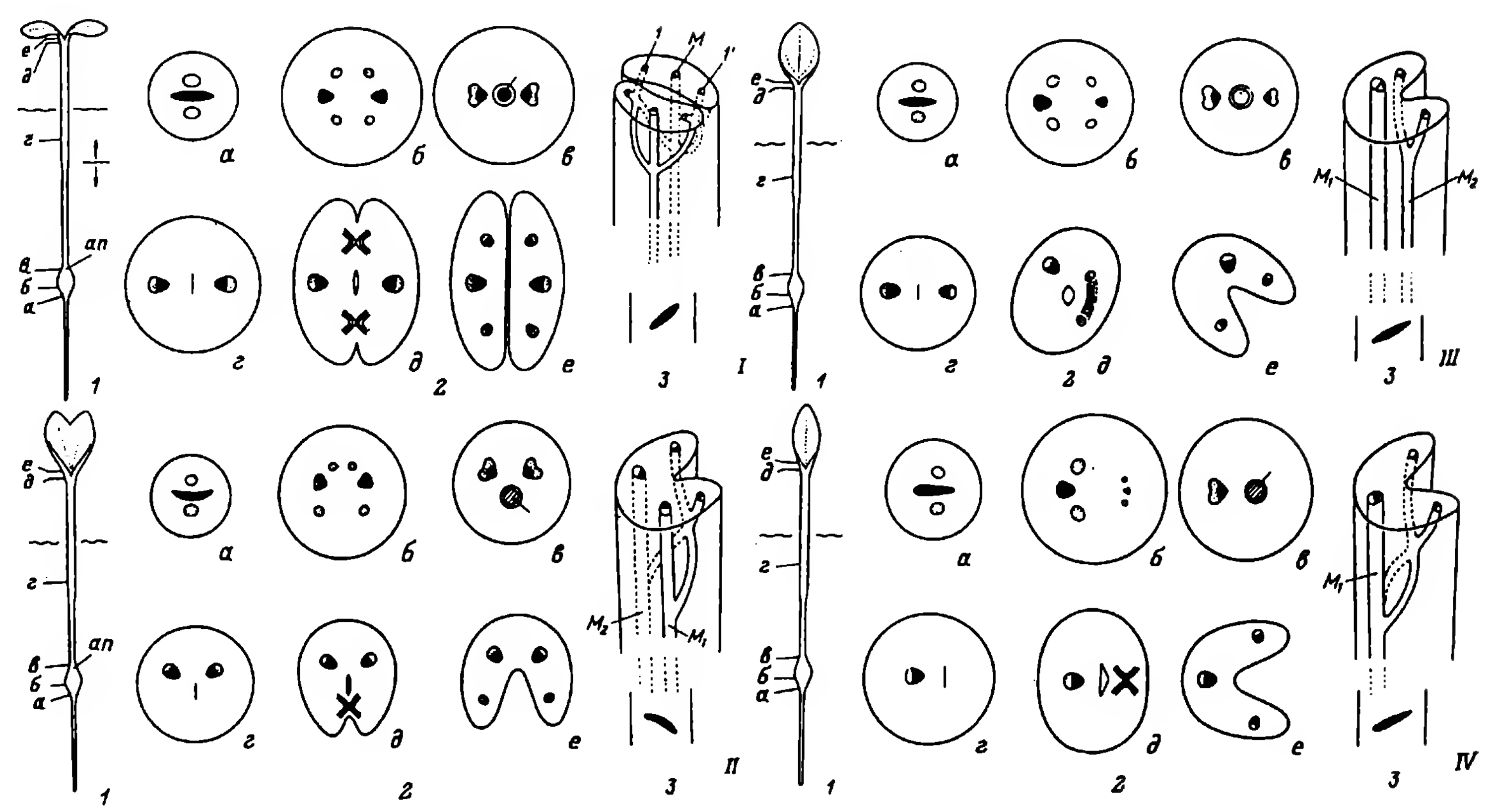


Рис. 2. Анатомическое строение тератологических проростков *Eranthis hiemalis* (по: Haccius, Trompeter, 1960).

I — нормальный проросток с длинной семядольной трубкой и несросшимися пластинками семядолей; *II* — частичное срастание пластинок семядолей; *III*—*IV* — их полное срастание с образованием односемядольных проростков. *1* — внешний вид проростка; *2* — поперечные срезы проростка на уровнях: главного зародышевого корня (*а*), клубневидного гипокотиля (*б*), семядольной трубки (*в*—*д*), семядольных пластинок (*е*); *3* — ход проводящих пучков в семядолях (схемат.): показаны постепенное усиление доминирования одной семядоли над другой, смещение ее центрального пучка (M_1), а также плоскости ксилемных полюсов диархной стелы зародышевого корня к линии слияния семядолей, постепенная редукция центрального пучка подавляемой в развитии семядоли (M_2) и одного (*1*) из двух (*1*, *1'*) латеральных пучков каждой семядоли в области их слияния. *ап* — апекс побега.

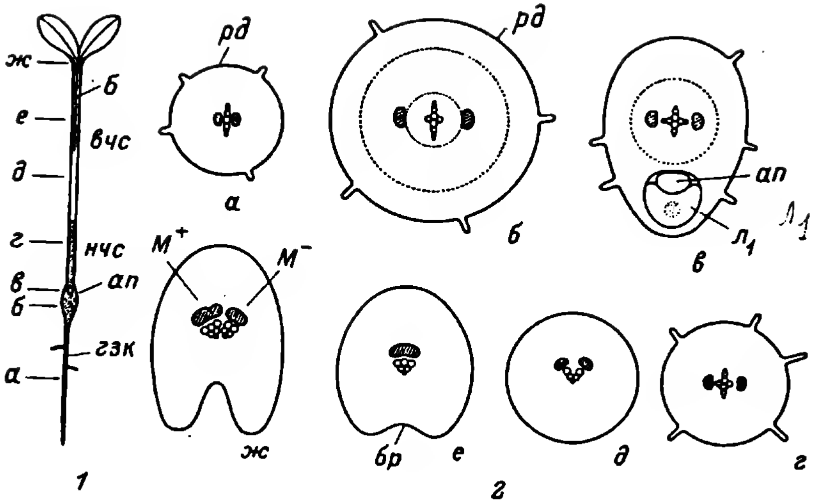


Рис. 3. Анатомическое строение нормального проростка *Anemone apennina* (по: Haccius, Fischer, 1959).

1 — общий вид проростка, *2* — его поперечные срезы на уровнях: главного зародышевого корня (*а*), клубневидного гипокотиля (*б*), апекса побега (*в*), черешка (*г—е*) и пластинки семядоли (*ж*). $л_1$ — первый лист проростка; $М^+$, $М^-$ — центральные проводящие пучки семядоли; *вчс* — верхняя часть черешка семядоли; *гзк* — главный зародышевый корень; *бр* — бороздка в черешке семядоли; *рд* — ризодерма; *нчс* — нижняя часть черешка семядоли; *ап* — апекс побега.

семядолей (преимущественно его одностороняя, унимаргинальная форма) часто сопровождается подавлением развития одной из них.

Наличие таких признаков в строении зародыша *Trapa*, как односторонее сближение зачатков большей семядоли и чешуевидного органа, различная глубина синусов между ними, образование влагалища вокруг апекса побега, позволяет заключить, что резкое подавление развития одной из семядолей происходит здесь также на фоне их частичного срастания в основании. Это заключение, по-видимому, справедливо и для других ложнооднодольных растений.

Так, весьма интересно строение одного из зародышей односемядольного двудольного *Pinguicula alpina* (*Lentibulariaceae*), у которого обнаружено присутствие рудимента второй семядоли (Haccius, Hartl-Baude, 1957); на поперечном срезе такого зародыша хорошо видно одностороннее объединение нормальной и рудиментарной семядолей в их основании (рис. 5).

Примечательно, что в работе Haccius (1960) по экспериментальной индукции анизокотилии у *Eranthis hiemalis* под действием фенилборной кислоты, результаты которой Haccius использовала для доказательств анизокотилярной природы единственной семядоли у односемядольных двудольных, содержатся данные, которые свидетельствуют о том, что и в этом случае подавление одной из семядолей в развитии сопряжено с частичным одностороним срастанием их черешков в основании (так называемая «хорикотилия»). При этом общее основание семядолей в этом случае существенно отличается от такового при двустороннем срастании семядолей в виде семядольной трубки и окружает почечку лишь частично, а не в виде кольца.

И наконец, обработка фенилборной кислотой глобулярных зародышей односемядольного двудольного *Cyclamen persicum* (*Primulaceae*) вместо ожидаемого подавления зачатка единственной семядоли (как это наблюдалось у *Eranthus hiemalis*) вызвала «раздвоение» единственного примордия на два, т. е. процесс, обратный синкотилии. Наблюдалось образование ложнодвусемядольного зародыша с двумя неравными семядолями, односторонне объединенными общим семядольным основанием, и смещение точки роста в наклонное («латеральное») положение (Haccius, Lakshmann, 1967; рис. 6).

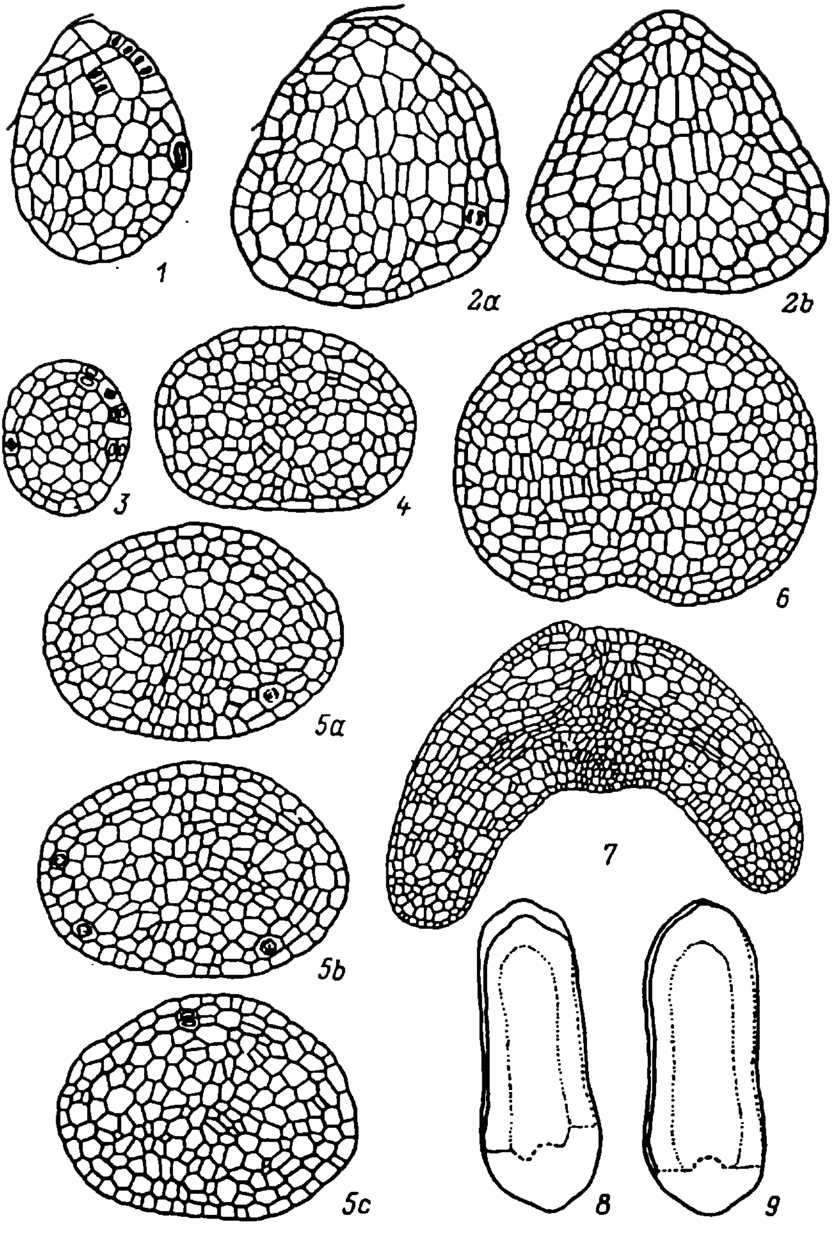


Рис. 4. Заложение семядолей в зародыше *Nelumbo nucifera* (по: Titova, 1997).

1, 2a, b, 7 — на продольных срезах (*1, 2a* — в межсемядольной плоскости; *2b, 7* — в семядольной плоскости); *3—6* — на поперечных срезах (*5a—c* — три последовательных среза апикальной части зародыша, иллюстрирующие запаздывание в заложении примордиев одной из семядолей); *8, 9* — объемное изображение зародыша с частичным срастанием семядолей (*8*) и без него (*9*) схематизировано, смещение апекса побега в наклонное по отношению к морфологической оси зародыша положение при конгенитальном объединении семядолей в их основании.

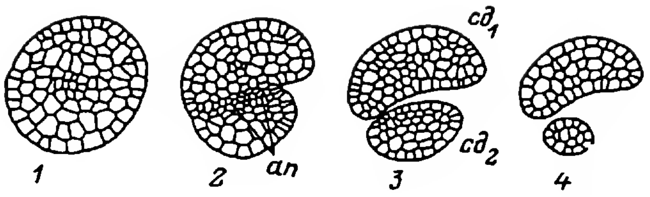


Рис. 5. Строение анизокотилярного зародыша *Pinguicula alpina* (по: Haccius, Hartl-Baude, 1957).

1—4 — поперечные срезы на уровнях: гипокотиля (*1*), апекса побега (*2*), средней (*3*) и верхней (*4*) частей семядолей. *сд*$_1$, *сд*$_2$ — семядоли, *ап* — апекс побега.

Таким образом, анализ оригинальных и литературных данных по развитию зародыша у ложнооднодольных цветковых растений позволяет сделать 2 важных вывода.

Во-первых, анизокотилия, по-видимому, всегда происходит на фоне частичного конгенитального срастания семядолей в процессе эмбриогенеза. Дальнейшее развитие этого положения имеет большое значение, поскольку позволит примирить между собой 2 основные гипотезы происхождения единственной семядоли у ложнооднодольных и однодольных растений — гипотезу «недоразвития» (Hegelmaier, 1878) и гипотезу «синкотилии» (Sargant, 1903).

Во-вторых, имеется принципиальное сходство в развитии зародыша у ложнооднодольных двудольных и у однодольных растений, а также у видов двудольных со срастаниями семядолей. Оно проявляется не только в происхождении семядолей и апекса побега из производных клетки *са* двуклеточного проэмбрио, но также в отсутствии в их эмбриогенезе стадии «сердечка» (т. е. стадии билатеральной симметрии), специфике деления клеток в процессе заложения и развития семядолей (с

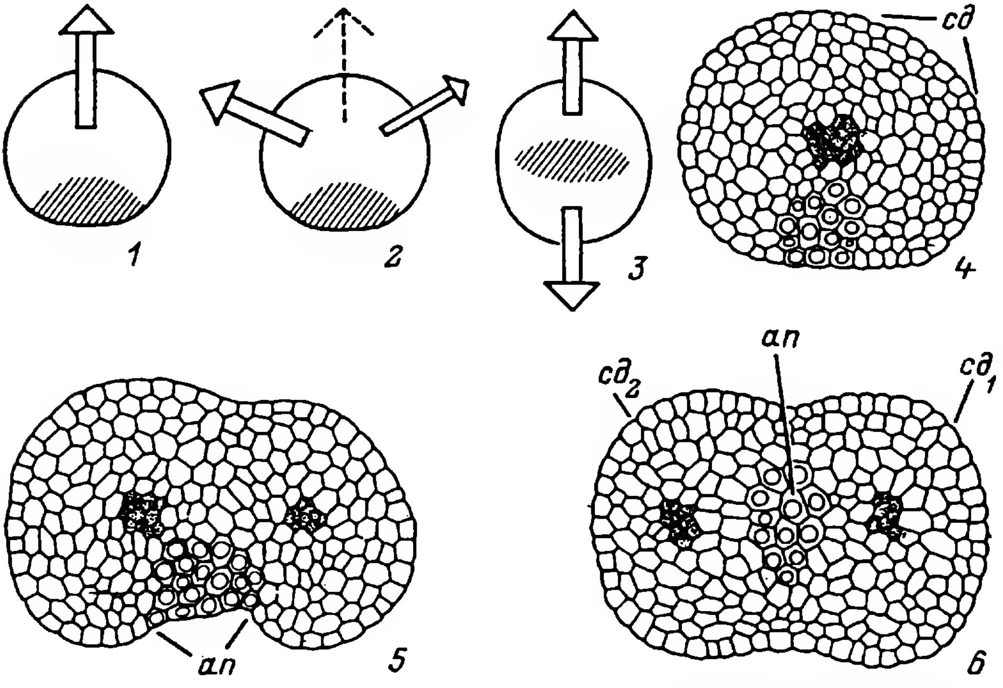


Рис. 6. Особенности строения нормального (*1, 4*) и аномального, ложнодвусемядольного, возникшего в результате обработки фенилборной кислотой (*2, 5*), зародышей *Cyclamen persicum* по сравнению с типичным двусемядольным зародышем (*3, 6*) (по: Haccius, Lakshmanan, 1967).

1—3 — схемат., *4—6* — на поперечных срезах. *сд*, *сд*$_1$, *сд*$_2$ — семядоли, *ап* — апекс побега.

участием не только субэпидермального, но и эпидермального слоев апекса), активизации процессов интеркалярного роста их основания и, как следствие, смещении апекса побега в «латеральное» положение, определенном соотношении размеров основных органов зародыша и их морфогенетической активности в процессе прорастания. Эти группы растений также объединяет тенденция к редукции зародышевого корня и переходу к подземному типу прорастания (см. уже упомянутые выше работы Haccius, а также: Титова, 1997а, б).

Возможность возникновения этих признаков именно на базе срастания семядолей, на наш взгляд, можно хорошо объяснить с точки зрения современных представлений о механизмах гормональной регуляции этого процесса, в частности роли ауксинов в процессе становлении симметрии в зародыше.

Известно, что становление билатеральной симметрии в ходе эмбриогенеза двудольных растений связано с полярным транспортном ауксинов в зародыше (Liu et al., 1993). Воздействие его ингибиторов (TIBA, HFCA и др.) на культивируемые in vitro изолированные зародыши *Brassica juncea* (L.) Czern. в период перехода к дифференциации на органы блокировало их переход к билатеральной симметрии и образование двух семядолей, вызывая конгенитальное (одно- или двустороннее в зависимости от концентрации ингибитора) срастание последних. Роль полярного транспорта ауксинов в этих процессах, по мнению Liu с соавт. (1993), подтверждалась тем фактом, что зародыши *B. juncea* со слитыми семядолями представляли собой фенокопии зародышей *pin-formed* мутантов *pin1—1 Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. с редуцированной активностью полярного транспорта ауксинов в оси соцветия (Okada et al., 1991), а также зародышей мутантного *Arabidopsis emb30* (*gnom*) (Meinke, 1985; Mayer et aL, 1993).

Согласно биофизической теории механизма инициации аппендикулярных органов на апексе побега (Green, 1985; Hernandez, Green, 1993), возникновение примордиев определяется формой и симметрией апекса при переходе его к дифференциации на органы и происходит в зонах максимального изгиба «стержня арматуры» целлюлозы, в местах наибольшего радиуса апикального домена. Неспособность кольцевидной структуры зародышей *Brassica juncea*, обработанных ингибиторами транспорта ауксинов, и *pin-formed* мутантного *Arabidopsis* разделяться на дискретные органы (семядоли) может быть связана с нарушением способности апекса к нормальному складкообразованию его поверхности, связанной с изменением формы и симметрии последнего.

Отмеченное выше отсутствие перехода к билатеральной симметрии и эллипсоидальной форме апикальной части зародыша в ходе инициации семядолей у *Trapa*, контролируемое полярным транспортом ауксинов и на генном уровне — геном *gnom*, подтверждает зависимость, предполагаемую теорией P. Green (1985), и объясняет факт заложения в нем на данной стадии лишь одной семядоли. Роль ауксинов в этом процессе и наличие механизма срастания хорошо подтверждается данными о полном отсутствии апикальной меристемы главного корня в зародыше *Trapa* (табл. III, *3а*), образовании апекса побега в виде «покоящейся зоны» с минимальным объемом клеток после заложения большей семядоли, а также заложении боковых почечек в пазухах ее и чешуевидного органа. Наличие этих и других особенностей, упомянутых выше, согласуется с высказанной нами ранее (Titova, 1998) идеей о нарушении механизма апикального доминирования в зародыше при конгенитальном срастании семядолей.

Остается пока неясным механизм смещения во времени заложения чешуевидного органа, а также изменения размеров его примордия и подавления в развитии. По-видимому, его инициация возможна после достижения апикальной меристемой побега определенного критического размера. В отличие от *Trapa*, где выпадение стадии билатеральной симметрии сопровождается значительным разрывом во времени заложения двух семядолей, резким неравенством в размерах их примордиев в момент заложения при, вероятно, минимальном объеме апекса зародыша, у *Nelumbo* наблюдается неоднократное изменение типа симметрии апикальной части зародыша (радиальная — билатеральная — вновь радиальная — дорсивентральная), заложение первоначально единственного примордия вместо двух с последующим их «разрывом» на две дискретные единицы — примордии семядолей почти равного размера. Также происходит, хотя и незначительная, но задержка в инициации одной из них и последующее неравенство в размерах (рис. 4).

Дальнейшее изучение этих процессов особенно с использованием экспериментальных методов несомненно прольет свет на механизмы гетерохронии в заложении и срастании органов у растений. Согласно концепции конгенитального срастания R. Sattler (1978), конгенитальное срастание органов вызывает широкий спектр разнообразных явлений, играющих важную роль в морфологической эволюции цветковых. Это подтверждает наличие у ложнооднодольных видов промежуточных (между дву- и однодольным) состояний зародыша различного типа, особенно таких, как у *Nelumbo* и *Trapa*, что позволяет более целенаправленно вести поиск следов указанной онтогенетической трансформации в зародыше однодольных растений (если таковая имела место) и, таким образом, внести вклад в решение проблемы однодольности.

Автор выражает искреннюю признательность Е. В. Андроновой за ценные советы и замечания в ходе выполнения данной работы, а также А. А. Захаровой — за помощь в подготовке материалов по *Trapa manshurica* и *T. natans*, Л. А. Карцевой и Л. М. Ротенфельд — за качественное выполнение фоторабот по СЭМ и СМ.

Работа поддержана грантом «Ведущие научные школы России» № 00-15-97828 за 2000 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Батыгина Т. Б., Красников Л. Г. Новая концепция происхождения зародыша однодольных // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1997. Т. 2. С. 470—492.

Гревцова Н. А., Назарова В. Ю., Тихомиров В. Н. К эмбриологии рода *Trapa* L. Сравнительно-эмбриологическое исследование женской генеративной сферы *Trapa europaea* Fler. и *Trapa conocarpa* (Aresch.) Fler. // Биол. науки. 1987. Вып. 7. С. 89—93.

Данилова М. Ф., Кирпичников М. И. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 8—31.

Кудряшов И. В. Происхождение односемядольности однодольных на примере *Helobiae* // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 4. С. 473—486.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений // Л., 1954. 214 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений // М.; Л. 1966. 612 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 146 с.

Титова Г. Е. Эмбриология некоторых водных растений (*Nelumbo nucifera* Gaertn., *Cabomba caroliniana* A. Gray, *Trapa astrachanica* (Fler.) Winter): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 218 с.

Титова Г. Е. (Колесова Г. Е.) Семейство *Trapaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 242—258.

Титова Г. Е. Синкотилия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1997а. Т. 2. С. 383—396.

Титова Г. Е. Гетерокотилия // Там же. 1997б. С. 407—412.

Фаминцын А. С. Эмбриологические исследования // Зап. Рос. АН. 1879. Т. 7. № 10. С. 1—19.

Цвелев Н. Н. Фитомеры и профиллы как составные части побегов сосудистых растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 54—57.

Яковлев М. С. Однодольность в свете данных эмбриологии // Сов. ботаника. 1946. Т. 31. С. 351—363.

Andronova E. V. On the morphological polarity of embryo: an opinion and facts // Bull. Pol. Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2-4. P. 217—223.

Andronova E. V. Polaric protodermal cell growth during embryo and seedling organogenesis // Biologia. 1998. N 1. P. 45—49.

Andronova E. V. Bilateral symmetry formation and initiation of cotyledon primordia in *Lupinus* embryo // Abstr. IX Intern. Conf. of Plant Embryologists (Cracow, Poland, 20—22 Sept., 1999). Acta Biol. Cracow. 1999. Vol. 41. Suppl. 1. P. 30.

Arzt T. Uber die Embryobildung von Pseudomonocotylen (*Podophyllum emodii* und *Eranthis hiemalis*) // Beih. Bot. Centralbl. 1933. Bd 50. Abt. 1. S. 671—696.

Batygina T. B., Vasilyeva V. E. Experimental study of embryo differentiation in Angiosperms // Acta Soc. Bot. Polon. 1981. Vol. 50. N 1-2. P. 257—264.

Burger W. C. The question of cotyledon homology in Angiosperms // Bot. Review. 1998. Vol. 64. N 4. P. 356—371.

Gibelli G., Ferrero F. Ricerche di anatomia e morphologia intorno allo sviluppo des seme della *Trapa natans* L. // Malpighia. 1891. Vol. 5. P. 379—437.

Green P. B. Surface of the shoot apex: a reinforcement-field theory for phyllotaxis // J. Cell Sci. 1985. Suppl. 2. Vol. 2. P. 181—201.

Guignard J. L. Recherches sur l'embryogenie des Graminees; rapports des Graminees avec les autres Monocotyledones // Ann. Sci. Nat. Bot. 1961. Ser. 12. N 2. S. 491—610.

Guignard J. L., Mestre J. C. L'origine du cotyledon et du cône vegetatif de la tige chez Monocotyledones // Bull. Soc. bot. Fr. 1969. T. 116. P. 207—214.

Haccius B. Verbreitung und Ausbildung der Einkeimblattrigkeit bei den Umbelliferen // Osterr. Bot. Zeitschr. 1952. Bd 99. Hf. 4. S. 483—505.

Haccius B. Embryologische und histogenetische Studien an «monocotylen Dicotylen». Bau und Funktion des Keimblattstiels // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1953a. Bd 66. P. 17—19.

Haccius B. Histogenetische Untersuchungen an Wurzelhaube und Kotyledonarscheide geophiler Keimpflanzen (*Podophyllum* und *Eranthis*) // Planta. 1953b. Bd 41. S. 439—458.

Haccius B. Embryologische und histogenetische Studien an «monocotylen Dycotylen». I. *Claytonia virginica* L. // Osterr. Bot. Zeitschr. 1954. Bd 101. Hf. 3. S. 283—303.

Haccius B. Experimentell Inducierte Einkeimblattrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. II. Monocotylie durch Phenilborsaure // Planta. 1960. Bd 54. Hf. 5. S. 482—497.

Haccius B., Fischer E. Embryologische und histogenetische Studien an «monocotylen Dicotylen». III. *Anemone apennina* L. // Osterr. Bot. Zeitschr. 1959. Bd 106. Hf. 5. P. 373—389.

Haccius B., Hartl-Baude E. Embryologische und histogenetische Studien an «monocotylen Dycotylen». II. *Pinguicula vulgaris* L. und *P. alpina* L. // Osterr. Bot. Zeitschr. 1957. Bd 103. Hf. 5. S. 567—587.

Haccius B., Lakshmanan K. K. Experimental studies on Monocotyledonous dicotyledons: phenylboric acid-induced «dicotyledonos» embryos in *Cyclamen persicum* // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. N 1-4. P. 488—494.

Haccius B., Trompeter G. Experimentell induzierte Einkeimblattrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. I. Syncotylie durch 2,4-Dichlorphenoxyessigsaure // Planta. 1960. Bd 54. Hf. 5. S. 466—481.

Haines R. W., Lye K. A. Monocotylar seedlings: a review of evidences supporting an origin by fusion // Bot. J. Linn. Soc. 1979. Vol. 78. N 2. P. 123—140.

Hanstein J. Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen // Bot. Abh. 1870. Bd 1. Hf. 1. S. 1—112.

Hernandez L. F., Green P. B. Transductions for the expression of structural pattern: analysis in sunflower // Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1725—1738.

Hildebrand F. Die Keimung der Samen von *Anemone apennina* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1899. Bd 17. S. 161.

Hill A. W. The morphology and seedling structure of the geophilous species of *Peperomia*, together with some views on the origin of monocotyledons // Ann. Bot. 1906. Vol. 20. N 80. P. 395—427.

Hill A. W. The monocotyledons seedling of certain Dicotyledons with special reference to the *Gesneriaceae* // Ann. Bot. 1938. N. S. N 2. P. 127—143.

Hegelmaier F. Vergleichende Untersuchungen uber Entwicklung dicotyledoner Keime mit Berucksichtigung der Pseudo-monokotyledonen. Stuttgart, 1878. 211 S.

Hofmeister W. Neuere Beobachtungen uber Embryobildung der Phanerogamen // Jahrb. Wiss. Bot. 1858. Bd 1. S. 82—190.

Hofmeister W. Neue Beitrage zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen // Abh. Konigl. Sachs. Ges. Wiss. 1861. Bd 7. S. 631—760.

Jong K. Phyllomorphic organization in rosulate *Streptocarpus* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1978. Vol. 36. N 2. P. 369—396.

Jong K., Burtt B. L. The evolution of morphological novelty exemplified in the growth patterns of some *Gesneriaceae* // New Phytol. 1975. Vol. 75. P. 297—311.

Juguet M. Origin and stages of monocotyly in the monocotyledons // Embryology and seed reproduction: Proc. XI Intern. symp. (Leningrad, USSR, July 3—7, 1990). St. Petersburg, 1992. P. 236—237.

Liu Chun-ming, Xu Zhi-hong, Chua Nam-hai. Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during plant embryogenesis // Plant cell. 1993. Vol. 5. P. 621—630.

Ly Thi Ba. Comparative embryogeny and phylogeny of *Ranales* and *Helobiales*. IV. The conclusions // Rev. Gen. Bot. 1981. T. 88. N 1049-1051. P. 347—373.

Mark J., Hackett W. Gibberellin-induced reorganization of spatial relationships of emerging leaf primordia at the shoot apical meristem in *Hedera helix* L. // Planta. 1991. Bd 185. S. 171—178.

Mayer U., Buttner G., Jurgens G. Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the gnom gene // Development. 1993. Vol. 117. S. 149—162.

Meinke D. W. Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana*: analysis of mutants with a wide range of lethal phases // Theor. Appl. Genet. 1985. Vol. 69. P. 543—552.

Okada K., Ueda J., Komaki M. K. et al. Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation // Plant Cell. 1991. Vol. 3. P. 677—684.

Phylomena P., Shah C. K. Unusual germination and seedling development in two monocotyledonous dicotyledons // Proc. Ind. Acad. Sci., Plant Sci. 1985. Vol. 95. P. 221—225.

Ram M. Floral morphology and embryology of *Trapa bispinosa* with a discussion on the systematic position of the genus // Phytomorphology. 1956. Vol. 6. P. 312—323.

Rosenblum J. M., Basile D. V. Hormonal regulation of morphogenesis of *Streptocarpus* and its relevance to evolutionary history of the *Gesneriaceae* // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 1. P. 52—64.

Sargant E. A theory of the origin of Monocotyledons founded on the structure of their seedlings // Ann. Bot. 1903. Vol. 17. P. 1—92.

Sattler R. «Fusion» and «continuity» in floral morphology // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1978. Vol. 38. N 2. P. 397—405.

Sterckx R. Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la familie Renonculacees // Archiv. de l'Inst. Bot. de l'Universite de Liege. 1900. T. 2. P. 1—120.

Titova G. E. Morphogenesis of embryos with different types and degrees of cotyledon fusion // Biologia. 1998. N 1. P. 38—44.

Titova G. E. Embryo *Trapa* (*Trapaceae*) as one of the models for study of embryo morphogenesis of flowering plants // Abstr. IX Intern. conf. of plant embryologists (Cracow, Poland, 20—22 Sept., 1999). Acta Biol. Cracow. 1999. Vol. 41. Suppl. 1. P. 26.

Titova G. E., Andronova E. V. Development of the embryonic shoot apex — a three-dimentional reconstruction // Abstr. 14 Intern. congr. on sexual plant reproduction (Lorne, Australia, 18—23 febr., 1996). Lorne, 1996. P. 55.

Titova G. E., Batygina T. B. Is the embryo of Nymphaealean plants (*Nymphaeales* s. l.) a dicotyledonous? // Phytomorphology. 1996. Vol. 46. N 2. P. 171—190.

Vallade J., Bugnon F., Ibannian Z. Interpretation morphologique de embryon chez les Embryophytes, avec application au cas des Graminees (*Poaceae*) // Can. J. Bot. 1993. Vol. 71. N 2. P. 256—272.

Van Cotthem W. Syncotyly and schizocotyly in some Angiosperm // Acta Bot. Neerl. 1983. Vol. 32. N 4. P. 354.

Winkler A. Uber die Keimblatter der deutschen Dicotylen // Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. 1874. Bd 16. S. 6—21, 54—56.

Winkler H. Die Monokotylen sind monokotyl // Beitr. Biol. Pflanzen. 1931. Bd 19. P. 29.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 I 2000

SUMMARY

The history of views on the pseudomonocotyly, its main forms and distribution among flowering plants is presented. Based on our own data on cotyledon initiation and on changes of certain morphometric parameters of its development in plants with different types of cotyledon structure (anisocotyly — *Trapa*, partial syncotyly — *Nelumbo*), and on the results of molecular-genetical and experimental studies on embryo morphogenesis in other flowering plants, a concept reconciling two main hypotheses about the origin of single cotyledon in monocotyledonous dicotyledons («under development» by Hegelmaier, 1878 and «syncotyly» by Sargant, 1903) is suggested. The latter can be formed by different pathways: via uni- and bimarginal syncotyly, anisocotyly with heterochrony in the cotyledons setting up and others. However this wide spectrum of phenomena seems to be based on congenital cotyledon fusion controlled at genetical level, arising as a result of reduction of auxin polar transport in embryo and causing common characters of its development in monocotyledonous dicotyledons.

УДК 581.524.44

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

КЛАССИФИКАЦИЯ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В СООБЩЕСТВАХ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. CLASSIFICATIONS OF INTERACTIONS AMONG PLANTS IN COMMUNITIES

Предложена оригинальная классификация взаимоотношений растений в сообществах. Строго иерархическая классификация не дает возможности учесть все многообразие взаимодействий, перспективным представляется группирование взаимоотношений по разным типам: по субъектам взаимодействия, способам воздействия, последствиям для растений и т. д.

Ключевые слова: взаимодействие растений в сообществе, классификация.

В литературе существует несколько классификаций взаимодействий растений в сообществе. Наиболее известны классификации В. И. Сукачева (1956) и М. В. Маркова (1965). Они соответствуют объективной реальности, но не отражают в полной мере всего многообразия взаимоотношений. Вместе с тем даже взаимоотношения одной и той же пары особей могут рассматриваться в разных аспектах: с точки зрения последствий взаимодействия, способов, какими они достигаются, по участию среды во взаимодействиях и т. п. Очевидно, что невозможно построить строго иерархическую классификацию, перспективной представляется группировка взаимоотношений по разным основаниям.

Нами разработана следующая двухуровневая классификация отношений между растениями.

I. По субъектам:
  1) индивидуальные,
  2) коллективные.

II. По способам воздействия:
  1) механические,
  2) физические,
  3) экологические,
  4) ценотические,
  5) химические (аллелопатия),
  6) информационно-биологические.

III. По участию среды:
  1) непосредственные,
  2) топические (опосредованные)

IV. По роли среды в питании растений:
  1) трофические,
  2) ситуационные.

V. По последствиям для растений:
  1) конкуренция и взаимоограничение,
  2) приспособительные (адаптационные),
  3) изживание-ограничение и изживание-элиминация,
  4) недопущение,
  5) самоограничение,
  6) самоблагоприятствование.

Для удобства обозначим I—V как классы отношений, а 1—6 — как типы отношений. Содержание классов отношений следует из их названия и в комментариях не нуждается. Часть типов отношений очевидны, иллюстрации их содержатся в литературе. Выделение некоторых типов потребовало специального анализа литературных данных и собственного материала, некоторые из них выделены впервые.

В классификацию не включены симбиотические (включая паразитические) взаимоотношения. Мы исходим из того, что в системе взаимоотношений со средой и друг с другом каждое растение вместе с симбионтами выступает как целое, в определенном смысле как организм. Такие квазиорганизмы мы называемые **конфасциями**, имея в виду, что в конфасции автотрофные и гетеротрофные организмы объединены совместным физиологическим функционированием.

При исследовании взаимодействий растений обычно учитывают состояние собственно растительных организмов. Однако следует иметь в виду, что определенную, иногда решающую роль в конечных результатах взаимодействия играют их симбионты.

Согласно предложенной классификации конкретное взаимодействие может квалифицироваться по-разному. Например, конкуренция (определение дано ниже), выделенная по последствиям для растений, относится по роли среды — к трофическим отношениям, по участию среды — к топическим, по способам воздействия — к ценотическим, по субъектам — к индивидуальным отношениям. Изживание по роли среды может быть трофическим или ситуационным или одновременно и тем и другим и т. д.

Далее рассмотрим типы отношений.

Индивидуальные отношения. Любое растение в сообществе находится под влиянием соседей. Во многих случаях обнаружить и вычленить влияние конкретного растения на его соседа невозможно. Однако нередко, даже если во взаимодействие вовлечено некоторое количество организмов, удается выделить индивидуальные взаимодействия. Исследуя прирост деревьев по радиусу в сторону соседей с учетом расстояний между ними в синузиях сосны, ели и в смешанных синузиях, мы выявили заметное индивидуальное взаимное влияние деревьев-соседей друг на друга (Ипатов, 1976). Более того, удалось установить сравнительную силу влияния деревьев этих двух пород: $(C \rightarrow E) < (C \rightarrow C) < (E \rightarrow E) < (E \rightarrow C)$. Эти результаты свидетельствуют о том, что невозможен однозначный ответ на вопрос, сильнее ли взаимодействия между особями одного вида, чем межвидовые взаимодействия. Даже для любой пары видов ответ может быть разным в зависимости от того, по реакции особей какого вида мы судим о силе воздействия.

Коллективные отношения. К ним относятся взаимодействия коллективов между собой, а также коллективов с отдельными особями. Коллективные воздействия проявляются при трансформации среды обитания, в которой участвует множество растений. Очень часто невозможно вычленить вклад каждого из трансформирующих среду растений. Даже если и удается частично оценить вклад конкретной особи, в сомкнутом покрове бóльшая часть напряженности экологического фактора остается обезличенной. Например, в ослаблении солнечной радиации (свет, тепло) верхним ярусом участвуют все растения этого яруса. Определенная влажность воздуха в лесу есть совокупный эффект деятельности всех растений; в дренировании почвы участвуют все особи сообщества. По-видимому, в коллективном воздействии может проявляться эффект коллектива — усиление воздействий отдельных растений, появление новых свойств. Например, можно ожидать, что влажность плотного мохового коврика (после дождя, в расчете на один побег) будет выше, чем влажность разреженного ковра. Свойства подстилки, образованной опадом разных видов, не только иные, чем подстилки порознь каждого из видов, но и не являются средними между ними. Впрочем, эффект коллектива требует специального изучения.

Естественно, непосредственное восприятие воздействия осуществляется отдельными растениями и проявляется в темпах их роста, фитомассе и т. п. Вместе с тем ряд параметров: дисперсия признаков, проективное покрытие, плотность (численность на единицу поверхности) и т. п. — могут быть признаны как реакция коллектива в целом.

Механические отношения. Они связаны с изменением положения тела в пространстве и возникают при соприкасании и давлении частей тела растений друг на друга. К ним относятся давно известные факты охлестывания ветвями березы хвои и веток сосны и ели. Наблюдается давление корней при их соприкосновении, но последствия таких контактов для жизнедеятельности растений неизвестны (кроме случаев срастания корней). Сюда же относятся взаимодействие лиан с опорными деревьями и кустарниками.

Физические отношения. Живые растения генерируют слабые электромагнитные колебания; влияют ли эти поля на жизнедеятельность растений-соседей — не известно. В результате соприкосновения корней разных растений образуется единая электропроводящая система. Установлено электрическое взаимодействие и при контакте подземных частей разных растений (Шабана, Маслоброд, 1991). По-видимому, электрические явления в зоне сосущих корней могут играть существенную роль в распределении почвенных растворов между соседними растениями. Между сосущими корешками растений возникает разность электрических потенциалов, которая не может не влиять на интенсивность поглощения ионов, содержащихся в почвенном растворе. Исследование этих процессов может дать частичный ответ на вопрос о тонких механизмах конкуренции.

Экологические отношения. Наибольшую роль в растительном покрове играют экологические воздействия растений друг на друга путем трансформации отдельных экологических факторов и среды в целом. Экологические воздействия не имеют специфического характера, не отличаются от воздействия на растения неживых объектов.

Ценотические отношения. Это специфические отношения, свойственные только живым растениям и имеющие активный характер. Например, потребление контактирующими растениями питательных веществ одновременно из одного источника при их дефиците приводит к определенному распределению питательных веществ между растениями. Ценотическими являются информационные взаимодействия — передача сигналов о состоянии растений и неэквивалентная (по энергетическим затратам) по сравнению с сигналами реакция на них. Однако об этом практически ничего не известно. Сомнительна биологическая целесообразность получения и использования растениями информации о состоянии среды. Изменяющаяся среда одновременно влияет на все расстояния, поэтому информация об этих изменениях не может быть предупреждающей и играть какой-либо роли в подготовке растений к наступающим изменениям из-за ее запаздывания. Имеются сведения, что после выделения реппелентов растениями, поврежденными насекомыми, соседние растения, еще не подвергшиеся нападению насекомых, также выделяют реппеленты, в частности фенолы (Baldwin, Schultz, 1983). Возможно, носителем сигнала служит реппелент. Попадание его в ткани растения активизирует соответствующие секреторные клетки. Такое явление, по-видимому, можно трактовать как ответ на информацию, полученную неповрежденными растениями.

Химические отношения (аллелопатия). Выражаются в ингибировании или стимулировании жизненных процессов веществами, выделяемыми растениями прижизненно или высвобождающимися из мертвых тканей растений и не являющимися продуктами питания растений.

Информационно-биологические отношения — передача генетической информации.

Непосредственные отношения. Под этим подразумеваются прямые контакты между растениями, когда элементы среды не служат промежуточным звеном. Непосредственными являются все механические взаимодействия. К ним также относятся срастания корней. О масштабах этого явления в литературе сведения противоречивы. В древостоях, по-видимому, частота срастаний увеличивается по экспоненте с возрастом древостоя (Проскуряков, Коваленко, 1970). При срастании корней наблюдается перемещение питательных веществ из одного растения в другое. По данным М. М. Бескаравайного (1955), сросшиеся деревья хорошо растут только в том случае, когда их размеры сравнительно одинаковы, если же одно из них меньше другого, то рост его замедляется.

Топические отношения. При этом типе отношений средством взаимодействия служат трансформирование или создание растениями элементов среды (свет, тепло, питательные вещества, детрит, ингибиторы и т. п.).

Трофические отношения. Воздействие при этом типе отношений заключается в изменении растениями количества, состава, состояния вещества и энергии, представляющих собой продукты потребления.

Ситуационные отношения. К ним относятся воздействия на жизнедеятельность растений путем изменения и формирования элементов среды, не являющихся продуктами потребления. Ими могут быть температурный режим, влажность воздуха, кислотность почвы в той мере, насколько она определяется растениями, колины и т. п.

Рассмотрим взаимоотношения, выделяемые по их последствиям для растений. При совместном произрастании растений всегда обнаруживается взаимное или одностороннее влияние растений друг на друга, выражающееся в изменении ростовых процессов, а также нередко онтогенеза. Для фитоценолога наибольший интерес представляют такие признаки, как масса, размеры, плотность (проективное покрытие, число особей на единицу поверхности), встречаемость, темпы онтогенеза (например, задержка развития); по ним оценивается состояние сообщества. Результатом воздействия могут быть увеличение или уменьшение этих признаков с изменением интенсивности воздействия. В ряде случаев (например, при конкуренции и взаимоограничении) взаимодействие может быть выявлено только при рассмотрении этого процесса во времени.

Конкуренция и взаимоограничение. Имеются столь разные толкования конкуренции, что возникает трудность в понимании исследователями друг друга. Анализ различных трактовок этого термина привели G. C. Birch (1957) и А. Мильн (1964). Очень часто к конкуренции относят любые неблагоприятные влияния растений друг на друга. Столь широкая трактовка понятия делает его неэффективным при анализе взаимоотношений. О. Харпер (1964), учитывая эти обстоятельства, предложил термин «интерференция» для обозначения неблагоприятных влияний, которые возникают при взаимодействии растений, считая, что конкуренцию следует ограничить более узким кругом явлений. По Ч. Дарвину, объектами конкуренции являются пища и пространство. Но в его определении содержится неопределенность: не дано ответа на вопрос, как перераспределяются объекты конкуренции. F. Clements и V. Shelford (1939) включили в определение конкуренции указание на характер распределения ресурсов среды, понимая конкуренцию как попытку получить бóльшую, чем при пропорциональном распределении, долю чего-либо, имеющегося в ограниченном количестве: пищи, пространства, строительных материалов. К сожалению, такое представление о конкуренции не нашло последователей и правомерность его не подтвердилась анализом конкретных материалов.

Мы используем термин «конкуренция» для обозначения только таких взаимодействий, при которых вещество и энергия, находящиеся в ограниченном количестве, распределяются между взаимодействующими субъектами непропорционально их потребностям. Иными словами, растения, имеющие бóльшие потребности, при конкуренции получают больше той доли вещества и энергии, которой они были бы обеспечены при пропорциональном их потребностям распределении. Конкуренция возникает при потреблении из одного и того же источника и не последовательно во времени, а одновременно (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1997). Теоретически необходимо допустить возможность и пропорционального потребностям распределения ресурсов среды — взаимоограничения.

Растения, имеющие бóльшие размеры к моменту вступления в конкурентные отношения, имеют, как правило, и бóльшие потребности. По мере увеличения размеров доля потребления у одних увеличивается, а у других — уменьшается, что выражается в дифференциации растений на господствующие и угнетенные (при равенстве потребностей — индетерминантные). Если процесс конкуренции продолжается достаточно долго, он приводит к элиминации угнетенных организмов. В лесоведении такое явление исследуется под названием самоизреживания. Е. Н. Синская (1948) считала признаком конкуренции элиминацию части растений. Однако сводить конкуренцию только к элиминации было бы неверно, поскольку элиминацию растений могут вызывать и иные типы взаимоотношений.

Нами были рассчитаны модельные кривые хода роста деревьев для случаев непропорционального и пропорционального распределения. Теоретические кривые в первом случае в принципе оказались такими же, как и в исследованных древостоях.

Пропорциональное распределение не подтвердилось. Математический анализ кривых распределения деревьев по размерам показал, что объективно формируются разные ценотические классы, причем в спелых насаждениях, когда практически конкуренция затухает (угнетенные деревья погибли), остается один ценотический класс — деревья, ранее бывшие господствующими (Ипатов, 1967, 1968, 1969, 1970). А. Б. Ястребов (1988), применив балансовые уравнения роста, показал, что наилучшее описание хода роста дерева в древостое, т. е. при взаимодействии, достигается, если принять гипотезу о непропорциональном потребностям распределении ресурсов среды. Он также подтвердил, что в древостое одновременно присутствуют разные ценотические классы деревьев (Ястребов, 1989). В. Е. Барнацкий (1968) установил, что при пропитке живых деревьев бука водными растворами сернокислого железа и меди происходит перераспределение растворов, при этом обнаруживаются деревья-поставщики (лишающиеся этих растворов), деревья-потребители и нейтральные деревья. Видимо, первые — угнетенные, вторые — господствующие, третьи — индетерминантные (с равными потребностями).

Если ресурсы среды имеются в избытке, то потребности всех растений полностью удовлетворяются, поэтому конкуренции не возникает. Одновременное потребление из одного источника может происходить, когда ассимилирующие органы находятся в одном слое и контактируют друг с другом, т. е. при перекрывании, хотя бы частичном, пространств питания. В тех случаях, когда корневые системы и фотосинтезирующий аппарат находятся в разных слоях, потребление ресурсов происходит последовательно. Одни из партнеров по взаимодействию потребляют независимо, а другие довольствуются остатками. Это иной тип взаимодействия.

В конкурентные отношения могут вступать как растения одного вида, так и разных. В одновидовых синузиях конкуренция приводит к изреживанию (уменьшению числа особей). В смешанных синузиях, состоящих из растений разных видов, элиминация особей зависит от конкурентной силы и конкурентной выносливости растений разных видов. По-видимому, конкурентная сила при одинаковых размерах определяется интенсивностью ассимиляции, плотностью кроны и корневой системы, а конкурентная выносливость — уровнем минимального потребления, обеспечивающего жизнедеятельность. Быстрее оказываются угнетенными и скорее гибнут растения того вида, конкурентная сила которого меньше, а минимальный уровень потребления выше. Например, в смешанных из сосны и ели древостоях остаются живыми и имеют признаки господствующих те особи сосны, у которых диаметр больше, чем у ели, и варьирование его в совокупности сосен меньше. В смешанных коллективах конкуренция может приводить к полной или почти полной элиминации одного из видов, что нередко и наблюдается в смешанных посевах.

Конкуренция, в результате которой происходит изреживание в коллективах растений, образующих сомкнутые группы, является биологически целесообразной. При ограниченности ресурсов среды и увеличении с возрастом размеров растений (а значит, и потребностей) элиминация большой части растений позволяет остающимся нормально функционировать. Конкуренция обеспечивает устойчивость синузий. Взаимоограничение, если оно существует, должно приводить к ухудшению роста всех участников взаимодействия, а в экстремальных условиях — и к гибели всего коллектива.

Приспособительные (адаптационные) отношения (их также можно назвать толерантными отношениями). Адаптационные отношения выражаются в том, что трансформируемая одними растениями среда оказывается в пределах толерантности для других растений. В полной мере выявить эти отношения между 2 субъектами можно только в том случае, если состояние акцептора рассматривается во всем диапазоне значений фактора воздействия. Последний следовало бы измерять степенью его изменения воздействующим растением. Однако часто это непросто сделать. Обычно же в качестве фактора воздействия используются такие признаки, как обилие, фитомасса, плотность воздействующего растения (как коллектива растений). Для этого имеются достаточные основания — степень изменения среды непосредственно связана с уровнем значений этих признаков. Интенсивность же воздействия

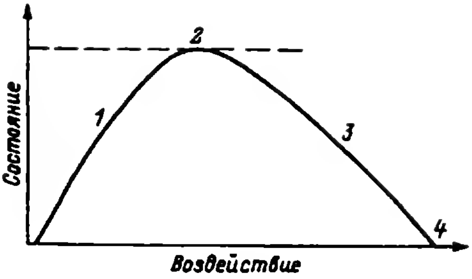


Рис. 1. Полный цикл приспособительного (адаптивного) отношения.

Зоны: *1* — благоприятствование, *2* — комфорт, *3* — изживание, *4* — элиминация.

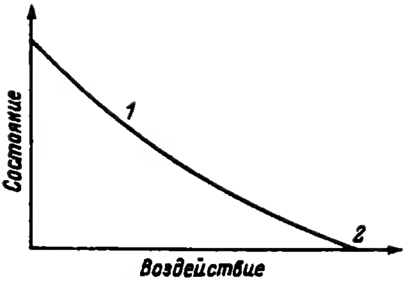


Рис. 2. Отношения изживания.

Зоны: *1* — изживание, *2* — элиминация.

оценивается по состоянию акцептора — его морфологических, фитоценотических, возможно, физиологических параметров. Естественно, при анализе воздействующий и воспринимающий воздействия субъекты можно поменять местами.

Полный цикл приспособительного отношения можно представить в виде линии регрессии состояния акцептора по фактору воздействия (рис. 1). Она представляет собой кривую (как правило, асимметричную) с восходящей и нисходящей ветвями. Восходящая ветвь отражает благоприятствование, вершина — состояние комфорта, нисходящая ветвь может быть квалифицирована как изживание, заканчивающееся элиминацией. Полный цикл проявляется в отношениях *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* к воздействию ели, при увеличении сомкнутости ее синузии. Кислица — корнеподстилочный вид, образованная елью мощная подстилка необходима и благоприятна для развития кислицы. При умеренной сомкнутости ели под ее пологом создаются комфортные условия для развития этого вида. Под крайне разреженным древостоем или на вырубке даже в отсутствии видов, подавляющих кислицу, этот гигрофит расти не может и гибнет. Вместе с тем и при очень высокой сомкнутости крон (0.9—1.0), характерной, в частности, для еловых молодняков, в лучшем случае сохраняются лишь отдельные особи кислицы. Ограничивает ее развитие здесь дефицит влаги и, по-видимому, света. Кроме того, обильный свежий опад беден доступными элементами питания. Эта зависимость находит выражение в одновершинной кривой изменения проективного покрытия с увеличением сомкнутости ели. В сухих сосняках с увеличением сквозистости древостоя сосны состояние особей *Festuca ovina* изменяется по полному адаптивному циклу (Самойлов, 1990).

По-видимому, чаще можно обнаружить неполный цикл приспособительного взаимодействия: «благоприятствование», «благоприятствование—комфорт», «благоприятствование—комфорт—частичное изживание». Усеченный цикл возникает в тех случаях, когда в силу биологических особенностей воздействующих видов трансформация ими среды не столь велика, чтобы приводить к изживанию подчиненного вида. Например, относительно светолюбивые древесные породы (сосна, береза, осина) не могут образовать полог такой же плотности, как теневыносливые (ель, бук). Поэтому предельно возможные воздействия их для некоторых видов являются условиями комфорта.

На бедных сухих почвах с увеличением сомкнутости полога сосны увеличивается прирост зеленых мхов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и др.) и толщина мохового ковра. Максимальных значений они достигают при наибольшей сомкнутости сосны, наблюдаемой в этих условиях (адаптивное взаимодействие по варианту «благоприятствование—комфорт»). Экстремальных же воздействий сосна создать не может. При увеличении сомкнутости сосны для мхов улучшаются и достигают максимума ситуационные и трофические условия: влажность воздуха становится стабильно более высокой, колебания температуры уменьшаются, максимальные температуры понижаются, моховой ковер пересыхает реже и на меньший срок, количество питательных веществ, поступающих со смывными с крон водами, увеличивается. В таких же условиях экотопа, но на вырубках притенение вереском *Calluna vulgaris* также благоприятно для зеленых мхов, но в силу изреженной кроны вереска условия комфорта не достигаются. М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряков (1989) показали адаптивные отношения у ряда трав и кустарничков со сфагновыми и бриевыми мхами. Они могут трактоваться как «благоприятствование—комфорт», не переходящий в изживание.

Изживание, завершающееся элиминацией (рис. 2), видимо, основная форма взаимодействия при сменах растительных сообществ, поскольку приводит к изменению флористического состава и строения сообществ. Воздействие может иметь экологический и аллелопатический характер, при этом максимальное воздействие, приводящее к элиминации, должно быть столь большим, чтобы значение хотя бы одного экологического фактора выходило за пределы толерантности «подчиненного» вида. Причинами элиминации могут быть недостаток света или влаги, обильный опад, избыток некоторых питательных веществ и т. п. Например, фитогенное засоление верхнего слоя песка опадом саксаула серного *Haloxylon aphyllum* устраняет из подкронового пространства *Carex physodes* (Мирошниченко, 1986). В лесостепной дубраве при развитии синузии *Carex pilosa* исчезают эфемероиды, и прежде всего *Scilla sibirica*. Осока волосистая является сильным задернителем почвы, в результате чего ухудшается аэрация почвы, к которой чувствительны эфемероиды. Кроме того, отрицательную для эфемероидов роль играет и перехват влаги осокой. Как процесс изживания может трактоваться сокращение проективного покрытия приземных светолюбивых видов на лугах (*Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *Stellaria palustris* и др.), с увеличением проективного покрытия синузии верховых злаков — *Elytrigia repens*, *Poa palustris*, *Beckmannia eruciformis* (Куркин, 1998).

Недопущение выражается в создании растениями одних видов неблагоприятных условий для прорастания и развития зачатков растений других видов, что приводит к гибели всходов. Например, моховой ковер создает такое препятствие для проростков ели и сосны.

Самоограничение возникает в период интенсивного роста растений, когда переход элементов минерального питания из недоступных в доступные для питания формы отстает от их потребления растениями, что приводит к существенной задержке или даже прекращению роста растений. Это явление подтверждается сельскохозяйственной практикой, вызывает необходимость подкормки растений в периоды их интенсивного роста.

Самоблагоприятствование. Растения, меняя среду, не могут не влиять и сами на себя. Такое влияние должно проявляться прежде всего в эдификаторных синузиях, поскольку в первую очередь они определяют состояние фитосреды. Комфортность возникает в результате трансформации среды в благоприятную сторону (смягчение термического режима, поддержание влажности на определенном уровне, накопление органики и т. п.). Создание комфорта может происходить и опосредованно, через другие виды. Это имеет место, например, в сосняках с моховым ковром. Полог сосны создает благоприятные условия для развития зеленых мхов. Моховой ковер в свою очередь, участвуя в создании органического слоя почвы и стабилизируя режим увлажнения в корнеобитаемом слое, способствует росту сосны (Ипатов, Трофимец, 1988; Трофимец, Ипатов, 1990).

Явление благоприятствования мы обнаружили в сосновых и ольховых древостоях, моховых и лишайниковых синузиях, в синузиях кислицы (Ипатов, Кирикова, 1989). Для выявления комфортности экологических условий в древостоях необходимо брать для учета господствующие деревья (а не средние параметры древостоя), прирост которых относительно независим от ценотической обстановки и наиболее полно отражает условия экотопа и биотопа. Обнаруживалось, что от периферии древостоя к его центру увеличиваются прирост в высоту, прирост окружности и бонитет господствующих деревьев. Бонитет определялся по разработанным нами шкалам (Ипатов и др., 1995). Шкала 10-балльная, обладает аддитивностью, позволяет вычислить бонитеты как отдельных деревьев, так и любой их совокупности. НА 2 участках с разной густотой стояния сосны (110 и 11 000 деревьев на 1 га) в возрасте около 23 лет были определены (до 10 % самых крупных деревьев) за последние 10 лет прирост по радиусу, по высоте, по объему ствола, по весу, а также текущий бонитет по радиусу и высоте. Все показатели имели более высокие значения на участке с большей плотностью древостоя. В массивах сероольшаников, граничащих с лугами, бонитет ольхи от опушки к центру древостоя увеличивается. В отдельных латках *Pleurozium schreberi* и *Cladina arbuscula*, периферия которых открыта, годичный прирост в центре больше, чем на краю латок. Уровень жизнеспособности и мхов, и лишайников прямо зависит от их влажности и от влажности воздуха в ковре, поскольку они весьма гигроскопичны. Вместе с тем влажность воздуха в центральной части латки поддерживается на более высоком уровне, чем на периферии, граничащей со свободной от растений поверхностью. О самоблагоприятствовании свидетельствуют и данные, полученные Л. Я. Смоляницким (1977) при изучении формирования ковра сфагновых мхов.

В ельнике кисличном нами обнаружено, что с увеличением проективного покрытия *Oxalis acetosella* до 20—30 % (практически без примеси иных видов) кислотность подстилки изменялась в среднем с pH 4.0 до pH 4.7—5.0 и оставалась на том же уровне при дальнейшем увеличении проективного покрытия. Вместе с тем максимального обилия кислица достигала также при кислотности 4.7—5.0, отсюда возможен вывод, что кислица изменила кислотность до оптимального для нее уровня.

Самоблагоприятствование может проявляться не только в одновидовых, но и в разновидовых синузиях (как это имело место в зеленомошных синузиях). Вместе с тем не следует думать, что доминирующие виды всегда создают для себя комфортные условия. Прежде всего необходима достаточно сильная трансформация среды доминантами, чтобы ее изменения проявлялись на общем фоне воздействия совокупности всех видов сообщества. Кроме того, следует иметь в виду, что самоблагоприятствование может проявляться при длительном воздействии как кумулятивный эффект.

Реально в сообществе все типы взаимодействия осуществляются одновременно, поскольку они складываются неодинаково между разными видами. Кроме того, при взаимодействии одних и тех же субъектов типы воздействия в одно и то же время могут быть разными. Например, в коллективе растений одной жизненной формы (одного яруса) самоблагоприятствование, вызванное ситуационным воздействием, может сопровождаться в отдельные периоды самоограничением в результате исчерпания одного или нескольких ресурсов среды вследствие интенсивного потребления. А особи этого коллектива в то же время конкурируют друг с другом. Во времени взаимодействия могут сменять друг друга (Кайрюкштис, Юодвалькис, 1976).

Таким образом, в совокупности все взаимоотношения образуют сложную систему.

Работа выполнена при поддержке Конкурсного центра фундаментального естествознания Минобразования РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барнацкий В. Е. Роль срастания корней в дифференциации деревьев в лесу // Лесн. хоз-во. 1968. № 6. С. 10—17.

Бескаравайный М. М. Срастание корней некоторых древесных пород в районе г. Камышин // Агробиология. 1955. № 3. С. 9—12.

Ипатов В. С. Некоторые аспекты общественной жизни растений // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 97—105.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 1 // Вестн. ЛГУ. 1968. № 21. С. 59—68.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 2. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. 1969. № 15. С. 44—53.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 3. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие // Вестн. ЛГУ. 1970. № 3. С. 66—77.

Ипатов В. С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 184—195.

Ипатов В. С. Опыт статистической оценки взаимодействия между деревьями в чистых и смешанных синузиях сосны и ели // Биоценотические отношения организмов: Тр. Петергоф. Биол. ин-та. 1976. № 24. С. 29—44.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы для оценки живненности деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. 1995. № 24. С. 42—48.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительном сообществе // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—21.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Ипатов В. С., Трофимец В. И. Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках // Экология. 1988. № 1. С. 19—24.

Кайрюкштис Л. А., Юодвалькис А. И. Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида // Лесоведение и лесн. хоз-во. 1976. Вып. 11. С. 16—24.

Куркин К. А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 419—423.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы — своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64—73.

Марков М. В. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями в растительном сообществе // Экспериментальная геоботаника. Казань, 1965. С. 9—89.

Мильн А. Определение понятия конкуренция у животных // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 55—81.

Мирошниченко Ю. М. Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л., 1986. 158 с.

Проскуряков М. А., Коваленко Е. М. Корневая система ели тянь-шаньской // Тр. Алма-Атинского заповедника. 1970. Вып. 9. С. 8—46.

Самойлов Ю. И. Влияние сквозистости древесного полога на жизненное состояние овсяницы овечьей (*Festuca ovina*) в лишайниковом сосняке // Экология. 1990. № 5. С. 29—35.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1262—1272.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л., 1948. 526 с.

Сукачев В. И. О внутривидовых отношениях в растительном мире // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1956. Т. 61. Вып. 2. С. 5—19.

Трофимец В. И., Ипатов В. С. Средообразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 8. С. 1102—1110.

Харпер О. Некоторые подходы к изучению конкуренции растений // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 11—54.

Шабана С. Н., Маслоброд С. Н. Некоторые биофизические особенности функционирования фитоценозов // Биоэлектрогенез и транспортные процессы у растений. Нижний Новгород, 1991. С. 58—65.

Ястребов А. Б. Математическая модель роста дерева в древостое // Вестн. ЛГУ. 1988. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 44—52.

Ястребов А. Б. О процессе дифференциации древостоя // Вестн. ЛГУ. 1989. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 45—53.

Baldwin J. T., Schultz J. C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants // Sci. 1983. N 221. P. 227—279.

Birch G. C. The meanings of competition // J. Amer. Nat. 1957. Vol. 91. N 5. P. 5—18.

Clements F. E., Shelford V. E. Bio-Ecology. New York, 1939. 165 p.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 8 IV 1999

SUMMARY

Current hierarchic classifications of interactions between plants do not reflect all their diversity. It seems to be perspective grouping the interactions according to different bases. The authors propose an original classification of interactions based on the aspects of interacting subjects, ways of interaction, their consequences for plants, etc.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3

© И. И. Шамров

О ЗНАЧЕНИИ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ СЕМЯЗАЧАТКА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

I. I. SHAMROV. THE SIGNIFICANCE OF FEATURES OF THE OVULE STRUCTURE AND DEVELOPMENT FOR SYSTEMATICS

При рассмотрении вопросов систематики и филогении предложено характеризовать семязачаток с позиций по меньшей мере 5 признаков: морфологический тип, число интегументов, специфика генезиса нуцеллуса, халазы, фуникулуса. Значение могут иметь и такие признаки, как способы формирования интегумента, особенности строения обтуратора и некоторых собственно эмбриональных структур. На примере ряда таксонов (семейства *Ceratophyllaceae*, *Gentianaceae*, *Juncaceae*) проиллюстрирована значимость признаков строения и развития семязачатка для целей систематики и филогении.

Ключевые слова: семязачаток, признаки, систематика, филогения.

Эмбриологические признаки давно и с успехом используются в решении спорных вопросов систематики и филогении (Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Камелина, 1980, 1991; Терехин, Никитичева, 1981; Herr, 1984; Johri et al., 1992, и др.). Однако до сих пор недостаточно внимания уделялось структурам семязачатка. Обычно использовали для этих целей морфологический тип семязачатка, число интегументов, типы семязачатка по нуцеллусу (причем часто при рассмотрении учитывался лишь критерий наличия или отсутствия париетальной ткани) (Young, Watson, 1970; Philipson, 1974; Dahlgren, 1980; Тахтаджян, 1987; Kapil, Bhatnagar, 1991; Johri et al., 1992; Tahktajan, 1997, и др.).

Известно, что семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием по форме, особенностям развития и строения. Нами на основании выделенных принципов организации и разработанных принципов типизации была проведена ревизия существующих классификаций и предложены оригинальные классификации семязачатков по развитию и строению нуцеллуса, интегумента, халазы и фуникулуса (Shamrov, 1998; Шамров, 1999). Таким образом, семязачаток можно характеризовать с позиций по меньшей мере 5 признаков: морфологический тип (анатропный, ортотропный, кампилотропный, амфитропный и др.), число интегументов (би-, уни- и атегмальные), специфика генезиса нуцеллуса (красси-, тенуи- и медионуцеллятный типы), халазы (пахи-, пери-, мезо- и лептохалазальный типы), фуникулуса (фуникулярный, афуникулярный и сессильный типы) (табл. 1). Кроме того при рассмотрении вопросов систематики и филогении могут иметь значение и такие признаки, как способы формирования интегумента (дермальный, субдермальный и дермально-субдермальный типы), особенности строения обтуратора (фуникулярный, интегументальный, нуцеллярный, плацентарный, париетальный, септальный) и ряда собственно эмбриональных структур.

Далее на ряде таксонов проиллюстрировано значение признаков развития и строения семязачатка для целей систематики и филогении.

Пор. *Ceratophyllales*, сем. *Ceratophyllaceae*

Представители монотипных сем. *Ceratophyllaceae* и пор. *Ceratophyllales* являются высокоспециализированными водными растениями. Для обсуждения их систематического положения и филогенетических взаимосвязей обычно привлекаются данные

ТАБЛИЦА 1

Характеристика семязачатка

Вид	Морфологический тип	Тип семязачатка по развитию и строению			
		нуцеллуса	интегумента	халазы	фуникулуса
Azorina vidalii	Анатропный	Медионуцеллятный	Битегмальный	Мезохалазальный	Сессильный
Ceratophyllum demersum	Ортотропный	Крассинуцеллятный	Унитегмальный	Пахихалазальный	Афуникулярный
Gagea stipitata	Анатропный	Медионуцеллятный	Битегмальный	Мезохалазальный	Фуникулярный
Gentiana cruciata	»	Тенуинуцеллятный	Унитегмальный	То же	Сессильный
Gentianella lingulata	Гемитропный	То же	То же	» »	Фуникулярный
Gymnadenia conopsea	Анатропный	Медионуцеллятный	Битегмальный	Лептохалазальный	То же
Nuphar lutea	Гипертропный	Крассинуцеллятный	То же	Мезохалазальный	» »
Nymphaea gigantea	Анатропный	То же	» »	То же	» »
Paeonia lactiflora	Гемитропно-анатропный	» »	» »	» »	Сессильный
Santalum album	Ортотропный	Тенуинуцеллятный	Унитегмальный	Пахихалазальный	Афуникулярный
Swertia iberica	Ана-кампилотропный	То же	То же	Мезохалазальный	Сессильный

по близкородственным таксонам, таким как нимфейные (в широком понимании) (Батыгина и др., 1980, 1991; Шамров, Батыгина 1984; Батыгина, Шамров, 1985; Titova, Batygina, 1996).

Несомненно, что пор. *Ceratophyllales* по ряду признаков является более продвинутым среди других нимфейных. Учитывая критерии примитивности и продвинутости (Тахтаджян, 1964, 1966; Поддубная-Арнольди, 1976; Herr, 1984), можно наметить основную линию эволюционных преобразований женских генеративных структур в группе нимфейных: полимерно-апокарпный гинецей (сем. *Cabombaceae*) — мономерно-апокарпный гинецей; анатропный семязачаток — ортотропный семязачаток; битегмальный семязачаток — унитегмальный семязачаток; семязачаток с мезохалазой — семязачаток с пахихалазой; фуникулярный семязачаток — афуникулярный семязачаток; семя с маленьким зародышем, скудным эндоспермом и обильным периспермом — семя с крупным зародышем, остатками эндосперма и без перисперма; семя с многослойной семенной кожурой — семя без семенной кожуры (Шамров, 1997). Следует подчеркнуть, что ряд признаков являются общими для порядков *Ceratophyllales* и *Nelumbonales*: семязачаток крассинуцеллятный, с пахихалазой (у *Nelumbo nucifera* семязачаток экзопахихалазальный — Шамров, 1994; на основании анализа данных, приведенных в ряде работ — Батыгина и др., 1982, 1983); семя с крупным зародышем, без перисперма, с остатками эндосперма.

Отметим еще ряд особенностей в развитии семязачатка и семени для представителей порядков *Ceratophyllales* и *Nymphaeales*. У них обнаружены такие специализированные структуры, как подиум, постамент и гипостаза (Шамров, 1998). Однако в отличие от видов пор. *Nymphaeales* у роголистниковых семязачаток унитегмальный, и хотя и является крассинуцеллятным, его развитие укладывается в рамки компликатной, а не типовой вариации. При этом представители семейств *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae* характеризуются ранним исчезновением париетальной ткани (в период развития зародышевого мешка), что позволяет рассматривать их семязачаток как вторично медионуцеллятный.

Пор. *Gentianales*, сем. *Gentianaceae*

Большинству исследованных видов свойственны анатропные семязачатки. Однако у *Halenia elliptica* (Stolt, 1921) и *Voyriella parviflora* (Oehler, 1927) они ортотропные, а у *Comastoma tenellum* (=*Gentiana tenella*), *Gentianella amarella*, *G. campestris*, *G. uliginosa* (Guèrin, 1903; Stolt, 1921) и *G. lingulata* (Шамров, 1988) — гемитропные.

Семязачатки тенуинуцеллятные (типовая вариация), унитегмальные. Интегумент имеет дермальное происхождение. Его толщина варьирует от 2—3 слоев у *Gentianopsis ciliata*, 4—5 — у *Swertia minor*, 5—7 — у *Gentianopsis barbata*, *Gentianella lingulata*, 8—10 — у *Gentiana cruciata* и *Gentianella campestris*, до 15—20 — у *Gentiana lutea* и *Swertia iberica* (Шамров, 1988). У *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica* (Шамров, 1990; Shamrov, 1991) обнаружен интегументальный тапетум. Семязачатки некоторых паразитных видов семейства (*Cotylanthera tenuis*, виды рода *Voyria* — Johow, 1889; Oehler, 1927) считаются атегмальными, однако у них развивается нуцеллярный колпачок. У *Voyria primuloides* (Bouman, Louis, 1989) интегумент редуцирован до инициальных клеток.

Сравнительный анализ особенностей развития семязачатка *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica*, изученных нами наиболее подробно, выявил следующие структурные различия между ними. У первого вида семязачаток анатропный, а у второго — ана-кампилотропный. Они различаются также мощностью развития различных структур. У *S. iberica* формирование массивных интегумента, халазы и рафе сопряжено с образованием многослойной гипостазы. У *Gentiana cruciata* эти структуры менее массивные, а гипостаза является однослойной. Однако у *Swertia iberica* процессы деструкции в семязачатке начинаются раньше. Следует отметить, что *Gentianopsis barbata* занимает промежуточное положение между этими видами. Ему присущи анатропные семязачатки, как и *Gentiana cruciata*, и наличие трех крупных антипод с полиплоидными ядрами, как и *Swertia iberica*. Гипостаза образована 2—3 слоями, тогда как у *Gentiana* она 1-слойная, а у *Swertia* — 4—5-слойная. Данные, полученные по строению семязачатка *Gentianella lingulata* (Шамров, 1988), подтверждают целесообразность выделения из *Gentiana* s. l. рода *Gentianella*, представители которого (*Gentianella amarella*, *G. campestris*, *G. lingulata*, *G. uliginosa* — Guèrin, 1903; Stolt, 1921; Шамров, 1988) отличаются от видов рода *Gentiana* гемитропными семязачатками и яйцевидной формой зародышевого мешка, в котором образуются 9 и более 2-ядерных и многоядерных антипод с верхней границей на уровне вторичного ядра центральной клетки (Shamrov, 1996) (табл. 2).

Сем. *Juncaceae*

В сем. *Juncaceae* эмбриологически изучены преимущественно представители родов *Juncus* и *Luzula*. У изученных нами *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* (Шамров, Анисимова, 1993а—в) на основании данных по генезису структур семязачатка и семени выявлено большое число принципиально сходных черт в развитии и строении. К чертам сходства относятся следующие: закономерности образования примордия семязачатка, время дифференциации основных структур семязачатка, строение сформированного семязачатка (анатропный, крассинуцеллятный, битегмальный, с подиумом, постаментом, оперкулумом, гипостазой и дифференцированным проводящим пучком), наличие плацентарного обтуратора, дифференциация и дальнейшее формирование основных эмбриональных структур (одноклеточный археспорий, линейная тетрада мегаспор, Polygonum-тип развития зародышевого мешка Juncus-вариация Onagrad-типа эмбриогенеза, гелобиальный эндосперм), строение зрелого семени (семенная кожура образована обоими интегументами, зародыш дифференцирован на органы, эндосперм составляет основную часть семени).

ТАБЛИЦА 2

Признаки строения семязачатка некоторых представителей сем. *Gentianaceae*

Вид	Морфологический тип семязачатка	Интегумент (число слоев)	Фуникулус	Гипостаза (число слоев)	Зародышевый мешок	Синергиды	Антиподы		Накопление веществ в археспоральной клетке, мегаспороците, зародышевом мешке	Хлорофилл в зародыше
							число	плоидность ядер		
Gentiana cruciata	Анатропный	8—10	Отсутствует	1	Удлиненный, расширен на микропилярном полюсе	С крючковидными выростами и нитчатым аппаратом	6	Диплоидные	Больше крахмала	Лейкоэмбриофиты
C. lutea	»	15—20	»	1	То же	То же	3—4	То же	То же	То же
Gentianopsis barbata	»	5—7	»	2—3	Удлиненный, расширен на халазальном полюсе	Крючковидных выростов и нитчатого аппарата нет	3	Полиплоидные	» »	» »
Gentianella lingulata	Гемитропный	5—7	Короткий	2—3	Яйцевидный	С крючковидными выростами и без нитчатого аппарата	9—12	Диплоидные	» »	» »
Swertia iberica	Ана-кампилотропный	15—20	Отсутствует	4—5	Удлиненный, оба полюса одинаковые	С крючковидными выростами и нитчатым аппаратом	3	Октоплоидные	Больше белков	Хлороэмбриофиты

ТАБЛИЦА 3

Различия в развитии и строении семязачатка и семени у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana*

Структура	*Luzula pedemontana*			*Juncus filiformis*		
	Число слоев (ядер)	Время		Число слоев (ядер)	Время	
		возникновения	исчезновения		возникновения	исчезновения
Нуцеллус:						
паринетальная ткань	5—6	АК—СК	Поздний глобулярный зародыш	1	АК—СК	Ранний глобулярный зародыш
латеральная область	9—10	То же	То же	3—4	То же	То же
постамент	5—6	Начало мейоза	Ранний глобулярный зародыш	2	Начало мейоза	Квадранты проэмбрио
подиум	4—5	То же	Поздний глобулярный зародыш	2—4	То же	Ранний глобулярный зародыш (верхняя часть)
Наружный интегумент	4—5	АК—СК	Сохраняется в семени	2—3	АК—СК	Сохраняется в семени
Халаза	13—17	То же	То же	5—6	То же	То же
Гипостаза	8—9	» »	» »	4—5	» »	» »
начало лигнификации и отложения танинов в клетках гипостазы			Ранний глобулярный зародыш			Квадранты проэмбрио
Нуцеллярный колпачок	2	Во время оплодотворения	Сохраняется			
Оперкулум	3	Тетрада мегаспор	3—4-клеточный проэмбрио	3	4-ядерный зародышевый мешок	Сохраняется
Проводящий пучок		Сформированный зародышевый мешок	Сохраняется		Зигота	» »
Халазальная клетка эндосперма	14—16 ядер	Зигота	Ранний глобулярный зародыш	1 ядро	» »	Поздний глобулярный зародыш

Примечание. АК — археспориальная клетка, СК — спорогенная клетка.

Различия между ними проявляются в строении плацент, числе семязачатков в завязи и их относительных размерах. У *L. pedemontana* 3 крупных семязачатка возникают на плацентарной колонке в основании завязи. У *Juncus filiformis* развивается большое количество семязачатков, размеры которых в 2.0—2.5 раза меньше, чем у *Luzula pedemontana*. Они располагаются на 3 составных париетальных плацентах, проходящих по всей завязи. Однако главные различия касаются степени развития и времени существования различных тканей семязачатка и семени (табл. 3).

Таким образом, потенциальные возможности эмбриологии в решении проблем систематики и филогении полностью не реализованы, большое значение могут иметь данные по развитию и строению семязачатка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева В. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 311—325.

Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1071—1087.

Батыгина Т. Б., Титова Г. Е., Шамров И. И. Сравнительная эмбриология нимфейных (*Nymphaeales* s. l.) в связи с вопросами их филогении и систематики // Матер. VIII Москов. совещ. по филогении растений. М., 1991. С. 11—14.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Сравнительная эмбриология порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* и вопросы их систематики и филогении // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 368—373.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1179—1183.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейства *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 102 с.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1991. 80 с.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976. 507 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Терехин Э. С., Никитичева З. И. Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л., 1981. 228 с.

Шамров И. И. Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 213—222.

Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1363—1379.

Шамров И. И. Халаза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Отв. ред. Т. Б. Батыгина. СПб., 1994. Т. 1. С. 163—165.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистологическое исследование // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 18—33.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 1993в. Т. 78. № 12. С. 24—44.

Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Развитие зародыша и эндосперма у представителей семейства *Ceratophyllaceae* // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 10. С. 1328—1335.

Bouman F., Louis A. Seed structure in *Voyria primuloides* Baker (*Gentianaceae*): taxonomic and ecological implication // Dedicatory volume to prof. A. Lebègue «Some aspects and actual orientations in plant embryology». Amiens, France, 1989. P. 261—270.

Dahlgren R. A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80. N 2. P. 91—124.

Guèrin P. Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes // J. Bot. 1903. T. 17. P. 101—108.

Herr J. M. Embryology and systematics // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo, 1984. P. 503—537.

Johow F. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomischentwicklungsgeschichtlichen Verhaltnissen // Jahrb. Wiss. Bot. 1889. Bd 20. N 4. S. 475—525.

Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Comparative embryology of Angiosperms. Berlin etc., 1992. Vol. 1, 2. 1221 p.

Kapil R. N., Bhatnagar A. K. Embryological evidence in angiosperm classification and phylogeny // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. H. 2-3. S. 309—338.

Oehler E. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen // Planta. 1927. Bd 3. H. 4. S. 641—733.

Philipson W. R. Ovular morphology and the major classification of the dicotyledons // Bot. J. Linn. Soc. 1974. Vol. 68. N 1. P. 89—108.

Shamrov I. I. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspects // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3-4. P. 213—229.

Shamrov I. I. Ovule development and significance of its features for *Gentianaceae* systematics // Opera Bot. Belg. 1996. Vol. 7. P. 113—118.

Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.

Stolt K. A. H. Über die Embryologie von *Gentiana prostrata* Hank und die Antipoden der Gentianaceen // Bot. Notiser. 1921. S. 225—242.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York. 1997. 643 p.

Titova G. E., Batygina T. B. Is the embryo of Nymphaealean plants (*Nymphaeales* s. l.) a dicotyledonous? // Phytomorphology. 1996. Vol. 46. N 2. P. 171—190.

Young D. L., Watson L. The classification of dicotyledons; a study of the upper levels of the hierarchy // Austr. J. Bot. 1970. Vol. 18. N 3. P. 387—433.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 XII 1999

SUMMARY

With regard to questions of the systematics and phylogeny it is proposed to characterize the ovule based on at least five features: morphologic type (anatropous, orthotropous, campylotropous, amphitropous etc.), integument number (bi-, uni- and ategmic), development features of the nucellus (crassi-, tenui- and medionucellate types) and those of the chalaza (pachy-, peri-, meso- and leptochalazal types) and funiculus (funicular, afunicular and sessile types). Besides such features as developmental patterns of the integument (dermal, subdermal and dermalsubdermal types), obturator type (funicular, integumental, nucellar, placentar, parietal, septal) and characteristic features of megasporogenesis, embryo sac formation, endosperm and embryo development, seed structure can be of great significance. The importance of the ovule features in the solution of systematic and phylogenetic problems is shown for some taxa (*Ceratophyllaceae*, *Gentianaceae*, *Juncaceae*).

УДК 581.135.53 : 582.79 : 576.3 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

О. В. Яковлева, О. П. Быкова, М. Р. Колалите

УЛЬТРАСТРУКТУРА СЛИЗИ В СЛИЗЕВЫХ КЛЕТКАХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА *MALVALES*

O. V. YAKOVLEVA, O. P. BYKOVA, M. R. KOLALITE. MUCILAGE ULTRASTRUCTURE IN MUCILAGE CELLS WITHIN THE ORDER *MALVALES*

Изучена ультраструктура слизи в листьях 30 видов 18 родов из 5 семейств пор. *Malvales*. Методом трансмиссионной электронной микроскопии выделено 2 типа слизи: фибриллярный и гранулярный. Оба типа встречаются в виде двух консистенций — рыхлой и плотной. На срезах в слизи плотной консистенции обнаруживаются беспорядочно расположенные светлые полости округлой или продолговатой формы. Данную структуру мы называем пористой. Пористую структуру образуют как фибриллярные, так и гранулярные слизи. В слизи плотной консистенции обнаружены соединения кремния в аморфной и кристаллической формах. Кристаллические отложения встречаются в виде отдельных кристаллов, расположенных рядами, или образуют пористую, пронизанную множеством каналов массу. Разные формы отложения кремния по-разному участвуют в структурировании слизей в пор. *Malvales*. Кристаллический кремний, например, участвует в создании слоев, которые обнаруживаются в слизях представителей данного порядка также и методом световой микроскопии. В создании специфической для пор. *Malvales* пористой структуры аморфный кремний не участвует.

Ключевые слова: кремний, морфология, слизь, слизевые клетки, ультраструктура, *Malvales*.

Объем пор. *Malvales* еще точно не установлен. Об этом свидетельствует и недавно вышедшая работа Армена Леоновича Тахтаджяна «Diversity and classification of flowering plants» (Takhtajan, 1997). По сравнению с «Системой магнолиофитов» (Тахтаджян, 1987) в составе порядка произошли изменения. В самостоятельный порядок выделено сем. *Elaeocarpaceae*. В состав пор. *Malvales* дополнительно включены семейства *Dirachmaceae* (из пор. *Geraniales*) и *Diegodendraceae* (из пор. *Ochnales*).

Одним из постоянных признаков у представителей пор. *Malvales* является наличие слизевых клеток, полостей и каналов (Baas, Gregory, 1985; Тахтаджян, 1987; Gregory, Baas, 1989; Takhtajan, 1997), которые используются в качестве таксономических маркеров для определения границ естественных групп цветковых растений (Radlkofer, 1875; Walliczek, 1893; Solereder, 1899; Napp-Zinn, 1973; Metcalfe, Chalk, 1979). Изучение слизевых клеток пор. *Malvales* проводится с помощью светового микроскопа (Пясяцкене, 1982, 1985; Пясяцкене, Бивейнис, 1988; Пясяцкене и др., 1988), который в основном позволяет выявить наличие и распределение слизевых клеток в разных органах и тканях. Ультраструктурные исследования направлены в основном на выявление способов секреции слизи и участия различных органелл в этом процессе, например, у единичных представителей пор. *Malvales* (Васильев, 1977; Fahn, 1979; Bakker, Gerritsen 1992). О. В. Яковлева (1990а) при изучении ультраструктуры слизеобразующих клеток эпидермы листа двудольных растений у 60 видов, относящихся к 24 семействам покрытосеменных растений, обнаружила, что при сравнительно небольших увеличениях (×12 000) трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) становится видно, что слизи обладают разнообразной структурой. На основании этого исследования была разработана классификация слизей растений (Яковлева, 1990а) и выделено 5 различных структур (форм): ячеистая (прямая и обратная), фибриллярная, сетчатая, гомогенная, дырчатая. Анализ полученных данных показал, что одна и та же форма слизи в основном встречается у видов одного рода или близкородственных семейств. Особенно в этом плане выделялись виды, относящиеся к семействам *Tiliaceae* и *Sterculiaceae*. У видов этих семейств была обнаружена специфическая структура слизи, которая была названа «дырчатой» (Яковлева, 1990а, 1994).

В 1994 г. по совету А. Л. Тахтаджяна с помощью ТЭМ были изучены слизевые клетки и морфология слизи в листьях *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) (Яковлева 1994). Сем. *Dirachmaceae* входило в состав пор. *Geraniales* (Тахтаджян, 1987). Однако ряд систематиков находили у него черты сходства с представителями пор. *Malvales* (Link, 1991). В результате исследований, проведенных Яковлевой, было обнаружено, что слизь *D. socotrana* имеет дырчатую структуру и сходна по своему строению со слизями представителей семейств *Tiliaceae* и *Sterculiaceae* пор. *Malvales*. Таким образом, при изучении ультраструктуры слизей был повторен вывод D. A. Link (1991) о сходстве *D. socotrana* с представителями пор. *Malvales*. Также было выяснено, что в гербарном материале слизь сохраняет не только свою структуру, но и те характерные черты, по которым можно определить родственные связи между видами и семействами.

В задачу настоящей работы входило продолжение начатых исследований по изучению особенностей ультратонкого строения слизей у отдельных представителей пор. *Malvales* с целью выявления дополнительных признаков, которые можно было бы использовать при решении сложных и спорных вопросов диагностики.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили листья видов, относящихся к 5 семействам пор. *Malvales* (см. таблицу), составляющим ядро порядка (Тахтаджян, 1987; Bayer, 1994), и сем. *Dirachmaceae*, включенному в порядок в новой системе (Takhtajan, 1997). Для фиксации выбирали виды из родов, у которых по литературным данным имелись слизевые клетки (Solereder, 1899; Napp-Zinn, 1973; Jabeen et al., 1993—1994). Список исследованных видов и места сбора или нахождения материала приведены в таблице.

С помощью ТЭМ исследовали листья, взятые с живых и гербарных экземпляров растений. Фиксацию материала проводили по общепринятой методике 3%-ным раствором глутаральдегида и 2%-ным раствором четырехокиси осмия (осмиевой кислоты). Обезвоживание проводили серией растворов ацетона возрастающих концентраций. Материал заключали в смесь аралдита и эпона.

Выявление кремнезема проводили по методике E. F. Stoermer с соавт. (1965). Ультратонкие срезы, окрашенные цитратом свинца, помещали на 15—20 мин в 1%-ную плавиковую (фтороводородную, HF) кислоту. После этого сеточки со срезами промывали дистиллированной водой и изучали в ТЭМ. Метод удобен тем, что дает возможность изучать одни и те же срезы до и после обработки плавиковой кислотой.

Изучение и фотографирование срезов проводили в ТЭМ Tesla BS-500.

Результаты и обсуждение

У исследованных видов слизевые клетки в листьях найдены в разных тканях: эпидерме (табл. 1, *1—5*), гиподерме (табл. 1, *б*) и мезофилле. В эпидерме и мезофилле слизь сосредоточена в отдельных клетках, в полостях и межклетниках (табл. 11, *4*). В слизевых клетках слизь находится в периплазматическом пространстве либо в периплазматическом пространстве и в вакуолях (см. таблицу; табл. 1, *1*). Это соответствует ранее опубликованным данным (Яковлева, 1988, 1990б, 1994; Быкова, Яковлева, 1991).

Морфология слизей. Слизи мальвовых при больших увеличениях ТЭМ (×30 000) можно разделить на 2 типа: фибриллярные и гранулярные (рис. 1, *1*, *2*) (Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева, 1994). Фибриллярная слизь состоит из волокон (фибрилл), которые слагаются из гранул, соединенных в цепочки. Фибриллы, составляющие слизи, различаются толщиной и длиной (Быкова, Яковлева, 1991). Гранулярная слизь состоит из отдельных гранул, не соединенных в цепочки. У большинства изученных видов (см. таблицу) слизь имеет фибриллярное строение.

В некоторых случаях (см. таблицу) тип слизи трудно определить. Тем не менее какие-то выводы о форме слизи сделать можно. Так, например, слизь *Thespesia*

Список изученных видов и результаты электронно-микроскопического изучения слизи в листьях представителей порядков *Elaeocarpales* и *Malvales*

Порядок, семейство, вид	Исследованный материал	Локализация слизевых клеток (СК) и слизи	Характеристика слизи		
			тип	упаковка	слоистость
88 *Elaeocarpales*					
(1) *Elaeocarpaceae*					
Sloanea alnifolia Mart	Гербарный, LE (Бразилия)*	СК не обнаружены			
Aristotelia chilensis (Molina) Stuntz	Гербарный, LE (Чили)	ВЭ, НЭ, межклетники губчатой ткани	Ф	С	Не выражена
Elaeocarpus alaternoides Brongn. et Griseb.	Гербарный, LE (Новая Каледония)	СК не обнаружены			
E. acronodia Mast. ex Hook.	Гербарный, LE (Ява)	То же			
89 *Malvales*					
(1) *Tiliaceae*					
Muntingia calabura L.	Свежесобранный (оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН))	ВЭ	Ф	Не определена	» »
Sparmannia africana L.	То же	ВЭ, НЭ	Ф	Ф	Выражена нечетко, плотные участки слизи в виде тяжей
S. ricinocarpa (Eckl. et Zeyh.) Kuntze	» »	ВЭ, НЭ межклетники губчатой ткани	Ф	П	Не выражена
Tilia begoniifolia Stev.	» »	ВЭ, НЭ	Ф	П, П + Ф	Либо не выражена, либо несколько слоев, не разделенных клеточной стенкой
T. cordata Mill.	Свежесобранный (парк БИН)	ВЭ, НЭ межклетники палисадной ткани	Ф	П	2 слоя, разделенные клеточной стенкой
T. platyphyllos Scop.	То же	ВЭ, НЭ	Г	П	То же
(2) *Dirachmaceae*					
Dirachma socotrana Schwenf. ex I. B. Balfour	Гербарный, LE (о-в Сокотра)	ВЭ, НЭ, межклетники палисадной ткани	Г	П	» »

(8) *Sterculiaceae*					
Brachychiton discolor F. Muell.	Свежесобранный (оранжереи БИН)	ВЭ	Ф	Ф в вакуоли; П в периплазматическом пространстве	Не выражена
B. populneus R. Br.	То же	ВЭ, НЭ, межклетники палисадной ткани	Ф?	П	Выражена слабо
Cola millenii K. Schum.	» »	ВЭ, НЭ	Ф	С	Не выражена
Dombeya dregeana Sond. ex L.	» »	ВЭ	Ф	Ф	2 слоя
D. wallichii Benth. et Hook.	» »	ВЭ, НЭ, межклетники палисадной и губчатой ткани	Ф?	П + Ф, С	То же
Pterospermum heterophyllum Hance	» »	СК не обнаружены			
Sterculia alata Roxb.	» »	То же			
S. carthaginensis Cav. (*S. apetala*)	» »	ВЭ	Ф	Ф	Выражена нечетко
S. nobilis Sm. ex. Rees	» »	ВЭ, гиподерма	Ф?	П	2 слоя
S. tomentosa Guell. et Perr. (S. setigera)	» »	ВЭ, НЭ, межклетники палисадной ткани	Ф?	П, С	Не выражена
Theobroma cacao L.	» »	ВЭ	Ф	П, Ф	» »
(11) *Bombacaceae*					
Adansonia digitata L.	Свежесобранный (г. Конакри, Гвинея)	ВЭ, гиподерма, НЭ, полости и межклетники мезофилла	Ф	П + Ф	Выражена
Ochroma pyramidale (Cav.) Urban	Свежесобранный (оранжереи БИН)	ВЭ	Ф?	П, С	Не выражена
Pachira aquatica Aubl.	Свежесобранный (г. Конакри, Гвинея)	ВЭ	Ф	П ?, П + Ф	Выражена
(12) *Malvaceae*					
Abutilon permolle Sweet	Свежесобранный (оранжереи БИН)	ВЭ	Ф	П + Ф	2 слоя
Alcea angulata (Freyn) Freyn et Sint. ex Iljin	Гербарный (хр. Копетдаг, Туркменистан)	ВЭ, НЭ, полости в мезофилле	Ф	П + Ф в ВЭ, Ф в НЭ	Выражена

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Порядок, семейство, вид	Исследованный материал	Локализация слизевых клеток (СК) и слизи	Характеристика слизи		
			тип	упаковка	слоистость
A. flavovirens (Boiss. et Buhse) Iljin	Гербарный (Южная Армения), свежесобранный (г. Пятигорск)	ВЭ, НЭ, полости в мезофилле	Ф	П + Ф в эпидерме, Ф в мезофилле	2 слоя
A. rhyticarpa (Trautv.) Iljin	Гербарный (хр. Копетдаг, Туркменистан), свежесобранный (г. Пятигорск)	ВЭ, НЭ, межклетники мезофилла	Ф, Г	П + Ф, гомогенная, Ф в межклетниках	То же
A. rosea L.	Свежесобранный г. Пятигорск)	ВЭ, НЭ, мезофилл	Ф	П, Ф	2 слоя, либо без слоев
A. sycophylla Iljin et V. V. Nikit.	Гербарный (хр. Копетдаг, Туркменистан), свежесобранный (г. Пятигорск)	То же	Ф	Ф	Выражена
Hibiscus elatus Sw.	Свежесобранный (оранжереи БИН)	ВЭ	Ф	П + Ф, П	2 слоя
H. tiliaceus L.	То же	ВЭ	Ф	П	Не выражена
Malvaviscus arboreus Cav.	» »	ВЭ, НЭ	Ф	Ф, П	» »
Pavonia longifolia A. St.-Hil.	» »	СК не обнаружены			
Thespesia populnea Sol. ex Correa	Свежесобранный (г. Конакри, Гвинея)	ВЭ	Тип не определен	Аморфная (электронноплотная)	Не выражена

Примечание. * — в скобках указано место сбора материала. ВЭ — верхняя эпидерма, НЭ — нижняя эпидерма. Тип слизи: Г — гранулярная, Ф — фибриллярная. Упаковка: П — пористая слизь; П+Ф — пористая и фибриллярная слизь в одной клетке; П, Ф — пористая н фибриллярная слизь в разных клетках; С — сетчатая слизь. Порядки, нумерация и расположение семейств приведены по новой системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997).

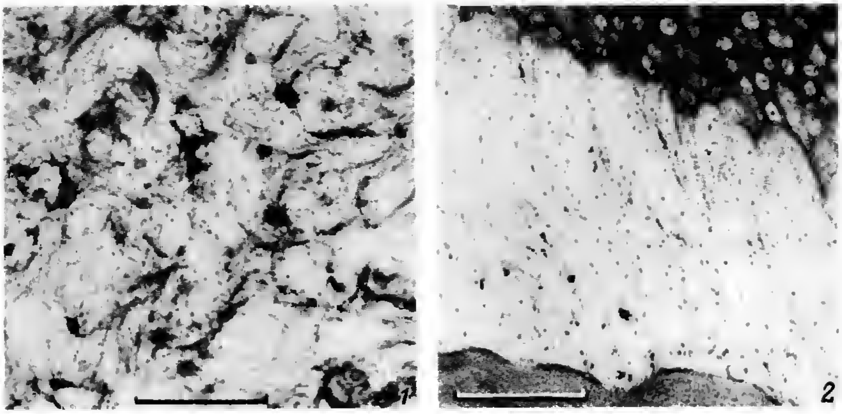


Рис. 1. Два основных типа слизи.

1 — фибриллярная (*Malvaviscus arboreus*). *2* — гранулярная (*Dombeya wallichii*). Масштабная линейка — 0.5 мкм.

populnea электронно-плотная и имеет аморфную консистенцию. L. Radlkofer (1875) в свое время, а также M. Gregory и P. Baas (1989) в обзоре, посвященном слизевым клеткам вегетативных органов двудольных, отмечают, что наряду со слизью в этих клетках могут присутствовать дубильные вещества. Поэтому возможно, что у *Thespesia* электронная плотность слизи обусловлена наличием дубильных веществ.

При увеличениях ТЭМ около 12 000 в слизи изученных видов обнаруживается самая разнообразная морфология. Однако среди этого разнообразия выделяются 2 основные консистенции: рыхлая и плотная. Рыхлая слизь состоит из фибрилл, ориентированных в разных направлениях и часто сгруппированных в пучки. Разная компоновка фибрилл и пучков создает всевозможные рисунки (рис. 1, *1*; табл. II, *1*, *3*, *6*; III, *1*—*3*, *6*). Нередко рыхлая слизь выглядит однородной массой (табл. II, *5*; IV, *5*). В слизи плотной консистенции у отдельных видов обнаруживаются округлые или продолговатые электронно-светлые полости, расположенные без особого порядка. Такую структуру мы называем пористой (ранее мы называли ее дырчатой; Яковлева, 1990а, 1994) и считаем своего рода «упаковкой» (складированием) фибриллярной и гранулярной слизи. Этот вывод основывается на том, что плотная (пористая) слизь и рыхлая (фибриллярная или гранулярная) часто встречаются вместе в одной клетке (рис. 2; табл. I, *4*; II, *1*, *5*, *6*; IV, *5*). При пористой упаковке электронно-плотные участки преобладают над электронно-светлыми. В электронно-светлых порах часто проявляется едва заметный сетчатый рисунок (табл. III, *4*). Своеобразием отличается пористая слизь *Pachira aquatica* в центре электронно-светлых полостей которой имеется еще и электронно-плотная сердцевина (табл. II, *3*). Как мы уже указывали, пористая структура слизи является специфической и встречается только у видов, относящихся к семействам пор. *Malvales* (Яковлева, 1990а, 1994). В изученном к настоящему времени материале обнаружено, что пористая структура слизи у разных видов встречается не во всех слизевых клетках (например, *P. aquatica*, *Theobroma cacao*) и не все изученные виды имели такую специфическую «упаковку» (см. таблицу). Пористая структура слизи обнаруживается в основном в эпидермальных клетках как в периплазматическом пространстве, так и в вакуолях (см. таблицу). Иногда такая структура слизи наблюдается и в межклеточниках (табл. II, *4*).

У отдельных видов слизь имеет сетчатое строение (см. таблицу). В такой слизи преобладают электронно-светлые участки, а электронно-плотные разделяют светлые участки в виде сети.

Слоистость слизи. Известно, что в слизях мальвовых часто наблюдается слоистая структура (Трухалева, 1973; Пясяцкене, 1985; Быкова, Яковлева, 1991, 1996; Bakker, Gerritsen 1992), которая выражается в чередовании светлых и темных полос. Слоистость выявляется при окрашивании срезов разными красителями на

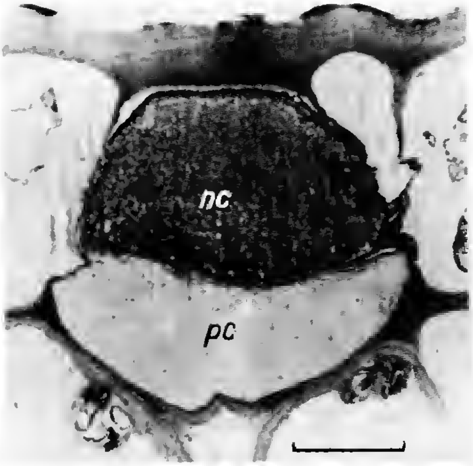


Рис. 2. Слизевая клетка верхней эпидермы листа *Alcea flavovirens* с 2 слоями слизи, не разделенными клеточной стенкой.

пс — плотная слизь, *рс* — рыхлая слизь. Масштабная линейка — 10 мкм.

пектины и хорошо видна в световом микроскопе. Слоистость чаще обнаруживается в крупных вместилищах слизи, таких как полости, идиобласты.

В наших исследованиях слоистая слизь встречена у разных видов из разных семейств и родов, у одного и того же вида из разных мест произрастания (см. таблицу) и, наконец, в «живом» и гербарном материале. С помощью ТЭМ обнаружено, что слоистость может быть двоякой природы: в одних случаях слизь сгруппирована в плотные (темные) и рыхлые (светлые) слои (табл. I, *3*; IV, *1*), в других — плотные участки имеют пористую структуру (*Tilia begoniifolia*, табл. I, *4*; *Pachira aquatica*, табл. II, *1*). Чередование плотных и светлых участков бывает равномерным (табл. I, *3*, *4*) и неравномерным (табл. I, *6*; II, *1*). В эпидермальных клетках чаще встречаются только 2 слоя слизи. Участки со светлой рыхлой слизью в основном располагаются со стороны, обращенной к мезофиллу. В одних случаях (например, у представителей семейств *Sterculiaceae* и *Malvaceae*) плотные и рыхлые участки слизи, как правило, ничем не отделены друг от друга (см. таблицу; рис. 2; табл. I, *3*, *4*, *6*; II, *1*, *3*, *5*, *6*; IV, *5*). В других случаях (например, у представителей семейств *Tiliaceae* и *Dirachmaceae*) между слоями слизи имеется дополнительная клеточная стенка (Яковлева, 1994).

Включения кремния в слизи обнаружены практически во всех структурах листа и локализуются в клеточных стенках, крахмальных зернах и пластоглобулах (*Theobroma cacao*, *Adansonia digitata*), а также в слизи. Кремний, скорее всего, встречается в виде его кислородных соединений (оксид, кремневые кислоты и их соли). В слизи основная масса соединений кремния концентрируется в плотных участках (например, *Sparmannia africana*, *Adansonia digitata*, *Pachira aquatica*). В участках с рыхлой слизью кремний или не обнаруживается, или прослеживается в виде тяжей, ориентированных перпендикулярно основному скоплению кремния (например, *Sparmannia africana*, *Adansonia digitata*, *Sterculia nobilis*). Отложения соединений кремния встречаются в нескольких формах (см. таблицу): в аморфной и кристаллической. Последняя в свою очередь обнаруживается в виде отдельных частиц и в виде пористой массы, напоминающей пемзу. В аморфном виде соединения кремния равномерно распределены по слизи. Кристаллические соединения у разных видов несколько различаются по форме (табл. II, *2*; IV, *2*, *6*). Кремниевые тельца диффузно располагаются в слизи (*Ochroma pyramidale*) или организованы в ряды (*Sparmannia africana*, *Adansonia digitata*), располагающиеся в плотных участках слизи или только на границе пористой и рыхлой слизи (*Sterculia nobilis*; табл. IV, *5*, *6*). Пористая масса пронизана множеством каналов (табл. IV, *4*; см. таблицу), заполненных рыхлой (фибриллярной) слизью (*Sterculia nobilis*, *Dombeya dregeana*). Кремниевая пористая масса соединена с дополнительной клеточной стенкой (пропитанной кремнием), отделяющей цитоплазму слизевой клетки от слизи. В отдельных клетках *Malvaviscus arboreus* с фибриллярной слизью равномерно расположены округлые тельца средней электронной плотности, которые, скорее всего, являются отдельными частицами соединений кремния (табл. III, *6*), часто обнаруживаемыми в наружных клеточных стенках у многих видов (Davis, 1987; Жилин, Яковлева, 1994; Паутов, Яковлева, 1995).

После обработки плавиковой кислотой (HF) рыхлая слизь становится однородной. В то же время в слизи у отдельных видов проявляется электронно-плотный осадок. Этот осадок имеет вид мелких палочковидных кристаллов (например, *Alcea rosea*), электронно-плотных тяжей с узелками (*Pachira aquatica*) и электронно-плотных зерен. Зерна или зернистость помимо слизи рыхлой консистенции выявлялась также в светлых участках пористой слизи *Sterculia nobilis* (табл. IV, *5*, *6*). Светлые участки (поры) после обработки плавиковой кислотой становились более электронно-плотными и похожими по своей консистенции на кутикулу. Пористая структура слизи у изученных видов после обработки плавиковой кислотой, как правило, переставала наблюдаться. У *Tilia platyphyllos* гранулы, составляющие пористую структуру, становились крупнее и более электронно-плотными.

Описание результатов ультраструктурного исследования соединений кремния в слизях по семействам приведены ниже.

Tiliaceae. *Tilia platyphyllos*: кремний в слизи обнаруживается в аморфной форме. *T. begoniifolia*: кремний в аморфной форме обнаруживается в пористой слизи. *Sparmannia africana*: кремний в слизи обнаруживается в плотных участках в виде тяжей, в рыхлой слизи кремния мало.

Bombacaceae. *Adansonia digitata*: кремний проявляется в плотных участках слизи в виде светлых пятен и тяжей; последние прослеживаются в участках с рыхлой слизью и ориентированы перпендикулярно основному скоплению кремния. *Ochroma pyramidale*: кремний в форме отдельных частиц обнаруживается в слизи, где он расположен рядами. *Pachira aquatica*: кремний в тяжах, образованных пористой слизью, обнаруживается в виде отдельных частиц. В рыхлой слизи кремний отсутствует.

Sterculiaceae. *Dombeya dregeana*: кремний обнаруживается в плотных участках слизи в виде пористой массы, пронизанной множеством каналов; в рыхлой слизи кремний не обнаруживается. Пористая масса прикрепляется к дополнительной клеточной стенке, отделяющей цитоплазму слизевой клетки от слизи, и располагается в периплазматическом пространстве этой клетки. Соединения кремния и создают специфический рисунок, наблюдаемый в плотных участках слизи. *Sterculia nobilis*: в одних клетках с пористой структурой слизи кремний обнаруживается в плотных участках слизи в виде пористой массы. Так же, как и у *Dombeya dregeana*, соединения кремния участвуют в создании специфического рисунка. В сторону рыхлой слизи от пористой массы отходят тонкие нити кремния, ориентированные перпендикулярно основной массе скопления этого элемента, как у *Adansonia digitata*. В других клетках с пористой структурой слизи кремний находится только на границе плотной и рыхлой слизи, его соединения образуют довольно четкую границу. В этом случае в плотной слизи, имеющей пористую структуру, кремний практически отсутствует. После обработки HF электронно-прозрачные участки становятся значительно плотнее и в них обнаруживается зернистость. *Theobroma cacao*: кремний в аморфной форме обнаруживается в клетках с пористой слизью, в клетках с фибриллярной слизью он отмечен в виде отдельных вкраплений.

Malvaceae. *Alcea flavovirens*: кремний обнаруживается в плотных участках слизи в аморфном виде. *A. rosea*: кремний обнаруживается в фибриллярной слизи в аморфном виде. *Malvaviscus arboreus*: кремний обнаруживается в фибриллярной слизи в виде отдельных округлых телец. *Thespesia populnea*: кремний в аморфном виде обнаруживается в слизи, а по периферии слизи находятся кремниевые тельца.

Заключение

У изученных видов встречена разная форма слизей: фибриллярная, пористая, сетчатая. Пористая форма слизи обнаружена в листьях 22 из 30 изученных к настоящему времени видов и, вероятно, является характерной для представителей семейств, составляющих ядро пор. *Malvales*.

Как мы уже указывали ранее, сем. *Elaeocarpaceae* в новой системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997) выделено в самостоятельный порядок. Согласно С. Bayer (1994), сем. *Elaeocarpaceae* совместно с семействами *Tiliaceae*, *Sterculiaceae*, *Bombaeaceae* и *Malvaceae* входит в состав ядра пор. *Malvales*. Полученные нами результаты показали, что структура слизи *Aristotelia chilensis* отличается от таковой остальных изученных видов, что говорит в пользу выделения указанного семейства в отдельный порядок.

Особый интерес представляют данные о локализации соединений кремния в слизях мальвовых. Впервые с помощью ТЭМ показано, что соединения кремния присутствуют не только в клеточных стенках, но и в слизи и обнаруживаются только после обработки плавиковой кислотой. В современной литературе практически нет сведений о наличии кремния или кремнекислоты в растительных слизях.

Чаще всего в слизях пор. *Malvales* кремний локализуется в уплотненных участках слизи. В участках с рыхлой слизью кремний, как правило, не встречается. Существуют разные объяснения слоистости, выявляемой в слизях представителей пор. *Malvales*. Например, А. А. Пясяцкене (1985) считает, что слоистость указывает на разный химический состав слизей в слоях, а Н. А. Трухалева (1973) полагает, что это связано с процессом обезвоживания слизей. Полученные нами данные о наличии соединений кремния в плотных участках слизи свидетельствуют об участии кремния в создании слоистости слизи.

У большинства изученных видов в клетках с пористой структурой соединения кремния обнаруживаются в аморфной форме или в виде кристаллов, расположенных на границе рыхлой и плотной слизи. В этих случаях соединения кремния в создании пористой структуры слизи, по нашему мнению, практически не играют роли. Вполне возможно, что в создании специфической структуры слизи мальвовых участвуют липиды или какие-либо другие вещества (например, кальций). Только у двух видов — *Dombeya dregeana* и *Sterculia nobilis* (отдельные клетки) — соединения кремния в виде пористой массы, вероятно, принимают участие в образовании такой структуры.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 97-04-49715).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей р. *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Быкова О. П., Яковлева О. В. Распределение слизевых клеток в тканях стебля и корня некоторых видов рода *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 1-2. С. 59—72.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Жилин С. Г., Яковлева О. В. О сохранности анатомической и ультратонкой структур в фитолейме листа *Eucommia palaeoulmoides* (*Eucommiaceae*) из миоцена Казахстана // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 1—8.

Паутов А. А., Яковлева О. В. Строение клеточной стенки эпидермы листа *Populus talassica* Kom. (*Salicaceae*) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 2. № 10. С. 51—55.

Пясцкене А. А. Окрашивание слизесодержащих клеток растений сем. *Malvaceae* L. // Раст. ресурсы. 1982. Т. 18. Вып. 1. С. 100—104.

Пясцкене А. А. Локализация слизистых клеток в интродуцируемых в Литовской ССР и местных видах растений (1. Семейство мальвовых) // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1985. Т. 2. Вып. 90. С. 2—36.

Пясцкене А. А., Бивейнис Ю. М. Локализация слизистых клеток в интродуцируемых в Литовской ССР и местных видах растений (2. Образование слизи у многолетних видов мальвовых в онтогенезе) // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1988. Т. 2. Вып. 102. С. 50—67.

Пясцкене А. А., Вайчюнене Я. А., Бивейнис Ю. М. Локализация слизистых клеток в интродуцируемых в Литовской ССР и местных видах растений (3. Образование слизи у однолетних видов мальвовых в онтогенезе) // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1988. Т. 4. Вып. 104. С . 33—48.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Трухалева Н. А. Шток-роза ленкоранская (*Alcea lenkoranica* Iljin) как источник получения биологически активных полисахаридов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 24 с.

Яковлева О. В. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 977—987.

Яковлева О. В. Ультраструктура слизесодержащих клеток эпидермы листа двудольных растений: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990а. 123 с.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Яковлева О. В. Ультраструктура слизевых клеток эпидермы листьев *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 52—58.

Baas P., Gregory M. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells // Isr. J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 167—186.

Bakker M. E., Gerritsen A. F. The development of mucilage cells in *Hibiscus schizopetalus* // Acta Bot. Neerl. 1992. Vol. 41. N 1. P. 31—42.

Bayer C. Zur Infloreszenzmorphologie der *Malvales* // Diss. Bot. 1994. Bd 212. 280 S.

Davis R. W. Ultrastructure and analytical microscopy of silicon in the leaf cuticle of *Ficus lyrata* Warb. // Bot. Gaz. 1987. Vol. 148. N 3. P. 318—323.

Gregory M., Baas P. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the Dicotyledons // Isr. J. Bot. 1989. Vol. 38. P. 125—174.

Fahn A. Secretory tissues in plants. London etc., 1979. 302 p.

Jabeen F., Prabhakar M., Leelavathi P. Structure and distribution of mucilage cells in leaf epidermis of *Malvales* // Acta Bot. Hungarica. 1993—1994. Vol. 38. N 1-4. P. 345—352.

Link D. A. Dirachma somalensis D. A. Link sp. nov. A new species of a remarkable and highly endangered monogeneric family // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1991. Vol. 61. N 1. P. 3—13.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1979. Vol. 1. 276 p.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Stuttgart, 1973. Spez. Teil. Bd 8. T. 2 A, I. 764 S.

Radlkofer L. von. Monographie der Sapindaceen // Gattung Serjania. München, 1875. 392 S.

Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.

Stoermer E. F., Pankratz H. S., Bowen C. C. Fine structure of the diatom *Amphipleurea pellicida*. II. Cytoplasmic fine structure and frustule formation // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. P. 1067—1078.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Walliczek H. Studien über die Membranschleine vegetative Organe // Jahrb. Wis. Bot. Berlin. 1893. Bd 25. S. 209—277.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 I 2000

SUMMARY

Mucilage ultrastructure in leaves of 30 species belonging to 18 genera of the *Malvales* has been studied. Two types of mucilage (fibrillar and granular) were revealed by means of transmission electron microscopy. Both mucilage types may be present in dense or loose forms. There are irregularly distributed transparent areas within the dense mucilage, round of elongated in shape. We call such structure porous mucilage. Both fibrillar and granular mucilages can form porous structure. In the dense mucilage, silica compounds have been found in amorphous and crystal forms. The latter

may be present either as separate crystals or arranged in rays. The forms of silica depositions affect differently the mucilage structure of the *Malvales*. Silica compounds in crystalline form take part in the formation of layers within the mucilage. They can be distinguished by means of light microscopy. Silica compounds do not take part in forming of porous mucilage, which is specific of the *Malvales*.

УДК 581.45 : 58.04 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© И. М. Кравкина

ЭПИКУТИКУЛЯРНЫЙ ВОСК И КУТИКУЛА ЛИСТА РАСТЕНИЙ ПОЛЯРНОГО УРАЛА, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В КОНТРАСТНЫХ ГЕОХИМИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

I. M. KRAVKINA. LEAF EPICUTICULAR WAX AND CUTICLE OF THE POLAR URALS PLANTS GROWN UNDER CONTRASTING GEOCHEMICAL CONDITIONS

Исследована структура эпикутикулярного воска и кутикулы над основными клетками эпидермы с обеих сторон листовых пластинок у 11 видов растений Полярного Урала, произрастающих в контрастных геохимических условиях на почвах, сформированных на ультраосновных (серпентинитовых) горных породах с избытком никеля и на типичных зональных кислых почвах на сланцах.

Показано, что у листьев растений, произрастающих на разных по химизму почвах, структурные типы восковых отложений и кутикулы не изменяются, т. е. являются видоспецифическими признаками. Найдены количественные различия в плотности распределения эпикутикулярного воска и толщине кутикулы. Плотность воска в целом ниже, а кутикула менее развита у листьев растений, произрастающих на серпентинитах.

Исходя из общепринятого определения понятия серпентиноморфоза и полученных результатов, высказано предположение, что обнаруженные количественные изменения в плотности эпикутикулярного воска и кутикулы в связи с повышением содержания никеля в почве могут рассматриваться как проявление серпентиноморфоза у растений Полярного Урала на уровне ультраструктуры. Введено понятие «скрытый» серпентиноморфоз.

Ключевые слова: сланцы, серпентиниты, Полярный Урал, химизм почвы, кутикула листа растений.

Многократно описаны и морфологически систематизированы структурные типы эпикутикулярного воска (Bary, 1871; Amelunxen et al., 1967; Holloway, 1982). Последнее известное нам исследование, в котором проанализировано 13 000 видов растений, предлагает 23 типа эпикутикулярного воска (Barthlott et al., 1998).

Морфология поверхностного воска в первую очередь определяется его химическим составом (Hallam, 1970), хотя, кроме этого, может зависеть от числа и плотности пор в кутикуле, а также от скорости экскреции веществ через эти поры. Причем все вышеперечисленные параметры контролируются генетически в тесной взаимосвязи с условиями окружающей среды (Wettstein-Knowles, 1974).

Широко исследовано влияние условий среды обитания, таких как освещенность, температура, влажность и даже сила ветра на развитие восковых отложений (Juniper, 1960; Hallam, 1970, Hawthorn, Stewart, 1970; Whitecross, Armstrong, 1972; Baker, 1974; Sutter, Langhans, 1982). Показано также воздействие на структуру эпикутикулярного воска атмосферных загрязнителей — двуокиси серы и кислотных дождей, серы и тяжелых металлов (Koziol, Cowling, 1981; Huttunen, Laine, 1983; Percy, Baker, 1987; Turunen et al., 1995, 1997).

В настоящее время накоплены и обобщены данные по строению кутикулы растений разных экологических групп из различных мест обитания — от Крайнего Севера до аридных пустынь, позволившие классифицировать типы кутикул, различающиеся морфологически (Кравкина, 1976, 1979; Кравкина, Мирославов, 1980; Мирославов, Кравкина, 1981; Holloway, 1982; Мирославов и др., 1998).

Благодаря структурным исследованиям стало очевидно, что кутикула представляет собой неоднородную структуру, не только предохраняющую растение от иссушения, но и участвующую в процессах регуляции всех внешних воздействий на растение

(Maier, 1968; Martin, Juniper, 1970; Жигар, 1974; Мирославов, 1974; Hoch, 1975; Кравкина, 1979; Lyshede, 1982). Проблема устойчивости кутикулы к стрессовым воздействиям также нашла свое отражение в ряде исследований. Имеются данные о воздействии атмосферных газообразных загрязнителей (Крэнг, 1982; Данилова и др., 1987; Кудрявцева и др., 1997а), металлической пыли (Кудрявцева и др., 1997б) и кислотных дождей (Turunen et al., 1995) на структуру кутикулы в экспериментальных условиях.

Однако нам неизвестны работы, в которых исследовалось влияние химизма почв и подстилающих горных пород на структуру кутикулы и эпикутикулярного воска. Исследование влияния избытка тяжелых металлов в почвах, проведенное Н. С. Петруниной (1965) на Южном Урале на уровне светового микроскопа, является весьма фрагментарным. Известно, что морфологические (визуальные) признаки серпентиноморфоза (узколистность, плагиотропность, нанизм, ксероморфизм, изменение окраски органов растения и их частей, разрастание корневых систем) более отчетливо выявляются в аридных областях, в северных районах ярко выраженное явление серпентиноморфоза встречается редко (Rune, 1963). На Полярном Урале явление серпентиноморфоза не имеет четкой выраженности, в частности, листья одних и тех же видов растений, произрастающих на ультраосновных и сланцевых горных массивах Полярного Урала, не имеют визуальных различий. Определения содержания химических элементов в растениях показали, что никель у большинства древесных и травянистых растений заметно преобладает в наземных органах, а из последних наиболее обогащены никелем листья (Reeves et al., 1981). Все вышесказанное и определило интерес к исследованию реакции структуры листа серпентинитовых растений на воздействие избытка никеля в ультраосновных породах Полярного Урала. Первый этап этого исследования — сопоставление структурной организации эпикутикулярного воска и кутикулы у листьев растений, произрастающих на серпентинитах и на сланцах Полярного Урала, с целью обнаружения особенностей, обусловленных химизмом почв и прежде всего избытком никеля — одного из наиболее токсичных факторов почвенной среды.

Материал и методика

Растения *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Betula nana* L., *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer., *Dianthus repens* Willd., *Dryas octopetala* L., *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult., *Polygonum bistorta* L., *Ranunculus borealis* Trautv., *Silene acaulis* (L.) Jacq., и *Vaccinium uliginosum* L. были собрвны на Полярном Урале, в контрастных геохимических условиях в однотипных экотопах.

Материал отбирали на высоте примерно 300 м над ур. м. на ультраосновном (серпентинитовом) массиве у оз. Верхняя Хойла, сложенном перидотитами и дунитами, на почвах с избытком никеля и на горе Хойла-Мыльк, сложенной сланцами с типичными зональными почвами, в конце июля — начале августа 1996 г.

Среднее содержание обменного никеля в серпентинитовых почвах в 25 раз выше, чем в почвах на сланцах (устное сообщение Н. В. Алексеевой-Поповой).

Для сравнительного исследования брали третий сверху полностью сформировавшийся лист у растений в период бутонизации и цветения. Участки листа из средней трети листовой пластинки фиксировали по стандартной методике 3%-ным раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) с последующей постфиксацией 2%-ным раствором осмиевой кислоты. В качестве заливочной среды использовали смесь эпоксидных смол эпона и аралдита («Fluka», Швейцария). Структуру кутикулы листьев исследовали под электронным микроскопом Hitachi-600. Структуру эпикутикулярного воска исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C («JEOL», Япония).

Результаты

Плотный восковой покров, состоящий из ориентированных под разными углами к поверхности листа стерженьков и пластинок различной конфигурации, имеющих свой морфологический тип у каждого исследованного вида растений, наблюдался на обеих сторонах листьев *Carex arctisibirica* (табл. I, *а*), *Dianthus repens* (табл. I, *б*), *Vaccinium uliginosum* (табл. I, *г*) и на абаксиальной стороне листа *Polygonum bistorta* (табл. I, *в*), произрастающих как на почвах с избытком никеля, так и на сланцах. При этом с абаксиальной стороны листа (в большей степени, чем с адаксиальной) у *Dianthus repens*, произрастающего на серпентинитах, значительные участки кутикулы основных эпидермальных клеток были покрыты сплошными и прерывистыми коркообразными отложениями воска, образованными, по-видимому, сросшимися восковыми пластинками (табл. II, *а*). Коркообразное восковое покрытие наблюдалось и на обеих сторон листьев растений у *Carex arctisibirica* (табл. II, *б*) и у *Vaccinium uliginosum* (табл. II, *в*) со сланцев. У листьев *Arctous alpina* (табл. III, *а*), *Dryas octopetala* (табл. III, *б*), *Pachypleurum alpinum* (табл. III, *в*), *Polemonium acutiflorum* (табл. III, *г*), *Silene acaulis* (табл. III, *д*) и *Ranunculus borealis* восковые отложения представляют собой мелкие глыбки, стерженьки и пластинки, низкая плотность которых у растений на сланцах тем не менее заметно выше, чем у растений этих же видов на серпентинитах, где на адаксиальной стороне листа *Arctous alpina*, *Dryas octopetala*, *Polemonium acutiflorum*, *Ranunculus borealis* и *Silene acaulis* наблюдались лишь редкие отдельные отложения поверхностного воска. У *Betula nana* эпикутикулярный воск на адаксиальной стороне листьев обнаруживается в виде глыбок и пластинок сложных конфигураций (табл. III, *е*). При этом плотность распределения восковых отложений также заметно преобладала у растений со сланцевых почв.

Для определения структурных типов кутикул вслед за Е. А. Мирославовым с соавт. (1998) использована классификация P. J. Holloway (1982). Двухслойная кутикула у *Carex arctisibirica*, *Polygonum bistorta*, *Ranunculus borealis* имеет гомогенно-ретикулярный тип; у *Arctous alpina*, *Dryas octopetala* (табл. IV, *а*, *б*), *Silene acaulis* (табл. IV, *в*), *Vaccinium uliginosum* (табл. IV, *г*, *д*) — гомогенно-дендроидный; у *Polemonium acutiflorum* — гомогенно-ламеллярный (табл. IV, *е*), у *Betula nana* (табл. IV, *ж*, *з*), *Dianthus repens* и *Pachypleurum alpinum* кутикула трехслойная и имеет гомогенно-ретикулярно-альвеолярный тип строения.

Сопоставление кутикулы листьев 11 видов растений, произрастающих на серпентинитовых и сланцевых почвах, показало, что структурные типы кутикулы у листьев растений одного вида из разных мест обитания не различаются (табл. IV, *а* и *б*, *г* и *д*, *ж* и *з*).

Толщина кутикулы с обеих сторон у листьев растений, произрастающих на почвах с повышенным содержанием никеля, у 6 из сравниваемых видов растений достоверно ниже, чем у растений, произрастающих на сланцах, а у остальных 5 видов лишь обнаруживает тенденцию к утолщению (см. таблицу). Особенно велики различия в толщине кутикулы у *Dryas octopetala* (табл. IV, *а*, *б*), *Ranunculus borealis* и *Vaccinium uliginosum* (табл. IV, *г*, *д*).

Обсуждение

Восковые отложения различаются морфологически у изученных видов растений. Так, у нескольких видов, произрастающих на серпентинитах, они представляют собой плотный восковой покров, состоящий из ориентированных под разными углами к поверхности листа стерженьков и пластинок разной конфигурации, глыбок и коркообразных образований. При этом структурные типы восковых отложений не различаются у листьев растений одного вида, произрастающих на различных по химизму почвах, подтверждая, что эпикутикулярный воск является видоспецифической структурой (Baum, Hadland, 1973) и, по-видимому, имеет генетическую природу

Толщина кутикулы листа растений Полярного Урала

Вид	Подстилающая горная порода	Толщина кутикулы на поверхностях листа, мкм	
		адаксиальной	абаксиальной
Arctous alpina	Сланцы	1.20 ± 0.09	0.96 ± 0.06
	Серпентиниты	1.08 ± 0.06	0.85 ± 0.05
Betula nana	Сланцы	0.72 ± 0.07	0.30 ± 0.02
	Серпентиниты	0.56 ± 0.04	0.30 ± 0.02
Carex arctisibirica	Сланцы	0.14 ± 0.01	0.13 ± 0.01
	Серпентиниты	0.13 ± 0.01	0.11 ± 0.01
Dianthus repens	Сланцы	0.52 ± 0.05	0.51 ± 0.04
	Серпентиниты	0.33 ± 0.02	0.38 ± 0.02
Dryas octopetala	Сланцы	2.38 ± 0.21	0.24 ± 0.01
	Серпентиниты	1.23 ± 0.12	0.13 ± 0.01
Pachypleurum alpinum	Сланцы	0.39 ± 0.04	0.37 ± 0.01
	Серпентиниты	0.31 ± 0.03	0.25 ± 0.01
Polemonium acutiflorum	Сланцы	0.10 ± 0.01	0.07 ± 0.01
	Серпентиниты	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.01
Polygonum bistorta	Сланцы	0.46 ± 0.03	0.31 ± 0.02
	Серпентиниты	0.45 ± 0.03	0.26 ± 0.02
Ranunculus borealis	Сланцы	0.30 ± 0.03	0.23 ± 0.02
	Серпентиниты	0.16 ± 0.02	0.16 ± 0.01
Silene acaulis	Сланцы	1.31 ± 0.13	1.19 ± 0.09
	Серпентиниты	0.98 ± 0.09	0.58 ± 0.05
Vaccinium uliginosum	Сланцы	0.62 ± 0.05	0.24 ± 0.02
	Серпентиниты	0.39 ± 0.04	0.08 ± 0.01

(Wettstein-Knowles, 1974). Плотность же эпикутикулярного воска над обычными клетками эпидермы (когда она невелика, что позволяет дать визуальную оценку) выше у листьев растений, произрастающих на сланцах, чем у листьев растений, произрастающих на серпентинитах. Особенно затруднительно визуальное определение плотности восковых отложений любого морфологического типа в тех случаях, когда невозможно различить отдельные восковые структуры, поскольку они накладываются друг на друга или вообще представляют собой непрерывную пленку или корку. Необходимы дополнительные исследования в модельных экспериментах с применением биохимических методов, включающих процедуру выделения эпикутикулярного воска, для уточнения этих результатов.

Хорошо известно, что восковой покров может изменять окраску листа. Это может быть связано как со структурными типами воска (Hall et al., 1965), так и с плотностью воскового покрова. На Южном Урале листья некоторых растений, произрастающих на почвах, обогащенных никелем и кобальтом, имеют необычную синеватую окраску, что интерпретируется как проявление серпентиноморфоза (Петрунина, 1965). Это представление подтверждено исследованием, в котором показано, что у растений овса и люцерны, выращиваемых на серпентинитовой почве, листья приобретали сизоватый оттенок (Soane, Saunder, 1959).

Однако листья исследованных растений, произрастающих на серпентинитах и сланцах Полярного Урала, по форме и окраске не различаются, что согласуется с ранними наблюдениями К. И. Игошиной (1966). И хотя визуально мы не обнаружили разницы в окраске листьев исследуемых пар растений, описанные выше различия в плотности восковых отложений могут обусловливать наличие визуально неразличимых оттенков в окраске листовых пластинок растений, произрастающих на серпентинитах и на сланцах.

Таким образом, можно предположить, что эпикутикулярный воск на листовых пластинках у видов, произрастающих на почвах с повышенным содержанием никеля, обнаруживает реакцию на воздействие химизма почв, что можно рассматривать как проявление скрытого серпентиноморфоза на уровне ультраструктуры.

Результаты нашего исследования и данные литературы (Reed, Tukey, 1982; Мирославов и др., 1998) дают основание полагать, что структурная типология кутикулы не зависит от факторов среды, не связана с химизмом почв и имеет генетическую природу. Предположение, что структура кутикулы — это признак, довольно жестко закрепленный генетически, высказано и Е. А. Мирославовым с соавт. (1998) в работе по исследованию структуры кутикулы растений Заполярья.

В то же время показано, что толщина кутикулы меняется при изменении таких факторов среды, как температура, освещенность, влажность (Bleckmann et al., 1980; Reed, Tukey, 1982; Jeffrey, Taylor, 1990). Так что достоверное торможение роста листовой кутикулы в толщину, обнаруженное у 6 из 11 исследованных видов растений, произрастающих на серпентинитах, по-видимому, можно рассматривать в каких-то пределах как влияние такого фактора среды, как химизм почв или как проявление «скрытого» серпентиноморфоза.

Таким образом, полученные результаты показали, что структурные типы эпикутикулярного воска и кутикулы листьев исследованных видов растений Полярного Урала, произрастающих на различных по химизму почвах, скорей всего, имеют генетическую природу и не зависят от состава почвообразующих пород. В плотности же распределения восковых отложений и толщине кутикулы обнаружены количественные изменения, которые, по-видимому, можно рассматривать как реакцию на химизм почв (в частности, вероятно, на избыток никеля в почве). Эти изменения, происходящие у растений на структурном уровне, как мы полагаем, расширяют представление о серпентиноморфозе и могут быть названы «скрытым» серпентиноморфозом, обнаруживаемым на уровне светового и электронного микроскопов.

Приношу благодарность Дж. Проктору за поддержку, Е. А. Мирославову за замечания и советы и Н. В. Алексеевой-Поповой за большую помощь при написании данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Национального географического общества США (экспедиционный грант № 5616-96) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-48052).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф., Кравкина И. М., Крэнг Р. Е., Печак Д. Ультраструктура устьиц и поверхности листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) при воздействии SO_2 // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1187—1192.

Жигар М. П. Структура наружных стенок клеток эпидермиса злаков в связи с их проницаемостью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 24 с.

Игошина К. И. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из) // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 322—337.

Кравкина И. М. Строение кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1374—1381.

Кравкина И. М. Ультраструктура и формирование кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 28 с.

Кравкина И. М., Мирославов Е. А. Субмикроскопическое строение кутикулы растений Заалтайской Гоби // Пробл. освоения пустынь. 1980. № 5. С. 73—76.

Крэнг Р. Ф. Е. Воздействие двуокиси серы на ультраструктуру листа // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллин, 1982. С. 161—174.

Кудрявцева О. В., Балаганская Е. Д., Беляевский А. Т. Влияние выбросов комбината «Североникель» на анатомическое строение листьев *Vaccinium vitis-idaea* // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии. СПб., 1997а. С. 276.

Кудрявцева О. В., Шмакова Н. Ю., Беляевский А. Т. Характеристика хвои *Pinus sylvestris* в условиях аэротехногенного загрязнения на Кольском Севере // Там же. 1997б. С. 277.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растенний. Л., 1974. 120 с.

Мирославов Е. А., Кравкина И. М. Субмикроскопическое строение кутикулы растений, произрастающих в разных экологических условиях // ДАН СССР. 1981. Т. 257. № 6. С. 1511—1513.

Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К. Структура кутикулы растений Заполярья // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 74—82.

Петрунина Н. С. Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 20 с.

Amelunxen F., Morgenroth K., Picksak T. Untersuchungen an der epidermis mit dem stereoscan-Elektronenmikroskop // Zeitschrift Pflanzenphysiol. 1967. Bd 57. N 1. S. 79—95.

Baker E. A. The influence of environment on leaf wax development in *Brassica oleracea* var. *gemmiffera* // New phytologist. 1974. Vol. 73. N 5. P. 955—966.

Baum B. R., Hadland V. E. A scanning electron microscopic study of epicuticular waxes of glumes in *Avena magna, A. murphyi* and *A. sterilis* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 12. P. 2381—2383.

Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D. et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. N 3. P. 237—260.

Bary A. de Ueber die wachsuberzuge der epidermis // Bot. Zeitschrift. 1871. Bd 29. N 9-10. S. 35—37.

Bleckmann C. A., Hull H. M., Hoshaw R. W. Cuticular ultrastructure of prosopis velutina and *Acacia greggii* leaflets // Bot. Gaz. 1980. Vol. 141. N 1. P. 1—8.

Hall D. M., Matus A. L., Lamberton J. A., Barber H. N. Infra-specific variation in wax on leaf surfaces // Austr. J. Biol. Sci. 1965. Vol. 18. N 2. P. 323—332.

Hallam N. D. Growth and regeneration of waxes on the leaves of *Eucalyptus* // Planta. 1970. Vol. 93. N 3. P. 335—386.

Hawthorn W. R., Stewart J. M. Epicuticular wax forms on leaf surfaces of *Zizania aquatica* // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 2. P. 201—205.

Hoch H. C. Ultrastructural alterations observed in isolated apple leaf cuticles // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. N 18. P. 2006—2013.

Holloway P. J. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview // The plant cuticle. London, 1982. P. 1—32. (Linn. Soc. Symp. Ser. N 10).

Huttunen S., Laine K. Effect of air-borne pollutants on the surface wax structure of *Pinus sylvestris* needles // Ann. Bot. Fenn. 1983. Vol. 20. N 1. P. 79—86.

Jeffrey M. O., Taylor T. N. Morphological and ultrastructural studies of plant cuticular membranes. I. Sun and shade leaves of *Quercus velutina* (*Fagaceae*) // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 4. P. 465—476.

Juniper B. E. Growth, development and effect of the environment of the ultrastructure of plant surfaces // J. Linn. Soc. 1960. Vol. 56. N 367. P. 413—420.

Koziol M. J., Cowling D. W. Effect of exposure to SO on the production of epicuticular wax in *Lolium perenne* L. // Environ. Pollut. 1981. Vol. A 26. N 3. P. 183—186.

Lyshede O. B. Structure of the outer epidermal wall in xerophytes // The plant cuticle. London, 1982. P. 87—99. (Linn. Soc. Symp. Ser. N 10).

Maier U. Dendritenartige Strukturen in der Cuticularschicht von *Lilium candidum* // Protoplasma. 1968. Vol. 65. N 1-2. P. 243—246.

Martin J. T., Juniper B. E. The cuticles of plants. London, 1970. 347 p.

Percy K. E., Baker E. A. Effects of simulated acid rain on production, morphology and on cuticular membrane development // New Phytol 1987. Vol. 107. N 3. P. 577—589.

Reed D. W., Tukey H. B. Light intensity and temperature effects on epicuticular wax morphology and internal cuticle ultrastructure of *Carnation* and *Brussels* sprouts leaf cuticles // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1982. Vol. 107. N 3. P. 417—420.

Reeves R. D., Brooks R. B., Macfarlane R. M. Nickel uptake by californian *Streptantus* and *Caulanthus* with particular reference to the hyperaccumulator *S. polygaloides* Gray (*Brassicaceae*) // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. N 5. P. 708—712.

Rune O. Plant life on serpentines and related rocks in the north of Sweden // Acta Phytogeogr. Suecica. 1963. Vol. 31. P. 1—139.

Soane B. D., Saunder D. H. Toxicities of nickel and chromium on serpentine of S. Rhodesia // Soil Sci. 1959. Vol. 88. N 6. P. 322—330.

Sutter E., Langhans R. W. Formation of epicuticular wax and its effect on water loss in cabbage plants regenerated from shoot-tip culture // Can J. Bot. 1982. Vol. 60. N 12. P. 2896—2902.

Turunen M., Huttunen S., Back J., Lamppu J. Acid-rain-induced changes in cuticles and Ca distribution in scots pine and norway spruce // Can. J. Forest Res. 1995. Vol. 25. N 8. P. 1313—1325.

Turunen M., Huttunen S., Percy K. E. et al. Epicuticular wax of subarctic scots pine needles — response to sulphur and heavy metal deposition // New Phytol. 1997. Vol. 135. N 3. P. 501—515.

Wettstein-Knowles P. von. Ultrastructure and origin of epicuticulax wax tubes // J. Ultrastructure Res. 1974. Vol. 46. N 3. P. 483—498.

Whitecross M. I., Armstrong D. J. Environmental effects on epicuticular waxes of *Brassica napus* L. // Austr. J. Bot. 1972. Vol. 20. N 1. P. 87—95.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 XII 1999

SUMMARY

The epicuticular wax and cuticle structure of upper and lower leaf epidermal cells has been investigated in 11 plant species which grew under contrasting geochemical conditions (hypomatic, serpentinits, rocks with high concentrations of nickel and typical zonal acidic slate soils) in the Polar Urals.

No difference in the structural types of wax deposits and cuticle of leaves in plants of the same species grown on different substrates was found. Structural type of cuticle and wax deposits is species-specific. However there are quantitative variations in the epicuticular wax density and cuticle thickness. The density of wax particles and the cuticle thickness are lower in plants grown on serpentinits, compared with those grown on slate soils.

Based on a widespread concept of serpentinomorphosis and data obtained it is assumed that quantitative variations of the epicuticular wax density and cuticle thickness correlate with high concentrations of soil nickel. The notion of «hidden» serpentinomorphosis is introduced.

УДК 581.9:58.036:551.763

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© **Л. Б. Головнёва**

ЗАВИСИМОСТЬ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ МЕЛОВЫХ ФЛОР СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ ОТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ КЛИМАТА

L. B. GOLOVNEVA. RELATIONSHIP BETWEEN DIVERSITY OF LATE CRETACEOUS FLORAS OF NORTH-EASTERN RUSSIA AND CLIMATIC TEMPERATURE PARAMETERS

Изменение таксономического разнообразия ископаемых флор в зависимости от среднегодовых температур было проанализировано на уровне видов, родов и крупных систематических групп (отделов или классов). Количественные температурные параметры позднемеловых климатов были рассчитаны при помощи многофакторного анализа морфологии листьев древесных покрытосеменных — CLAMP. Эволюция крупных систематических групп в течение позднего мела почти не зависела от климата, только количество родов и видов цикадофитов во флорах возрастает в периоды потеплений и уменьшается в холодные эпохи. Однако в раннемеловую эпоху зависимость развития крупных систематических групп от климата была выражена значительно сильнее (Самылина, 1974). Появление в альбе—сеномане на северо-востоке России цветковых привело к значительной интенсификации процессов эволюции флоры. Состав цветковых на каждом этапе обновляется постоянно на 60—90 % на видовом уровне, а также в значительной степени на родовом и семейственном уровнях. Состав голосеменных на протяжении позднего мела менялся значительно менее интенсивно, и среди них имеется большая группа транзитных таксонов, существовавших на протяжении большей части позднего мела. С изменениями климата наиболее тесно связаны таксономические изменения флор на видовом уровне. Наблюдается четкая корреляция среднегодовой температуры с такими показателями, как общее видовое разнообразие и число вновь появляющихся и вымирающих видов. Диверсификация и вымирание на родовом и более высоких таксономических уровнях уже в значительно меньшей степени зависит от влияния внешней среды. Характер изменения климата оказывает не только прямое влияние на видовое разнообразие и структуру экосистем, но и на степень географической дифференциации флор и масштабы вымирания и таксонообразования.

Ключевые слова: меловой период, разнообразие флоры, климат.

В континентальных отложениях северо-востока России содержатся многочисленные остатки ископаемых растений, которые образуют довольно полную последовательность палеофлор на протяжении позднего мела. С сеномана по даний выделяются 6 этапов развития флоры: гребёнкинский, пенжинский, кайваямский, барыковский, горнореченский, рарыткинский (Герман, Лебедев, 1991; Головнёва, 1994). Этот обширный материал был использован для изучения закономерностей развития ископаемых флор и зависимости флорогенеза от климатических и эволюционных процессов.

В качестве основной причины смены флор большинство палеоботаников обычно указывают изменение климатических условий. Для северо-восточной Азии корреляция смены меловых флор с изменениями климата была показана во многих работах (Самылина, 1974; Буданцев, 1983; Красилов, 1985; Вахрамеев, 1988; Герман, 1993; Головнёва, Герман, 1998). Климат действительно является одним из наиболее значительных внешних факторов, влияющих на развитие флоры, и при изучении конкретной последовательности палеофлор смена климата кажется наиболее очевидной причиной смены флористических комплексов. Однако колебания климатических условий никак не могут рассматриваться и никогда не рассматривались в качестве основной причины возникновения и вымирания различных систематических групп и прогрессивного развития таксонов. Тем не менее соотношение влияния климата и внутренних эволюционных факторов развития таксонов на флорогенез было всегда очень трудно оценить. Одной из причин этого является обобщенная, качественная характеристика палеоклиматов, которая производится обычно на основе анализа систематического состава флор и морфологии листьев покрытосеменных и в меньшей степени голосеменных растений, а также на основе независимых литологических и палеотермометрических данных. В настоящее время разработан новый метод расчета количественных параметров древних климатов на основе компьютерного анализа морфологии листьев цветковых растений, называемый CLAMP (Wolfe, 1993; Kovach, Spicer, 1995; Herman, Spicer, 1997; Спайсер, Герман, 1998). Основываясь на этом методе, мы попытались оценить зависимость изменения таксономического разнообразия ископаемых флор на протяжении позднего мела от изменения климатических параметров при помощи количественных методов.

Материал и методика

Для расчетов изменения таксономического разнообразия и климатических параметров нами было проанализировано 6 ископаемых флор с территории Корякского нагорья и северо-восточной Камчатки (рис. 1): гребёнкинская (сеноман), пенжинская (поздний турон), кайваямская (коньяк), барыковская (сантон — ранний кампан), горнореченская (средний маастрихт) и рарыткинская (поздний маастрихт — даний). Последовательность этих флор достаточно полно отражает развитие позднемеловой флоры северо-востока России. Все они характеризуют растительность приморских низменностей и входили в состав единой Охотско-Чукотской (Вахрамеев, 1988), или Берингийской (Буданцев, 1983), палеофлористической провинции. В систематическом отношении эти флоры в основном изучены на монографическом уровне (Герман, Лебедев, 1991; Щепетов и др., 1992; Головнёва, 1994), что значительно снижает субъективность при расчетах таксономического разнообразия и климатических параметров. Характеристика гребёнкинской флоры дана на основании работ С. В. Щепетова и А. Б. Германа, пенжинской, кайваямской и барыковской флор — А. Б. Германа, рарыткинской и горнореченской флор — Л. Б. Головнёвой.

Гребёнкинская флора (сеноман) происходит из отложений криворeченской свиты в среднем течении р. Анадырь (Щепетов и др., 1992). Обилие цветковых в этой флоре достигает 35 % по видовому составу, однако их остатки часто преобладают в местонахождениях. На втором месте стоят хвойные и папоротники, чье участие во флоре составляет 20—25 %. Гребёнкинская флора характеризуется высоким видовым

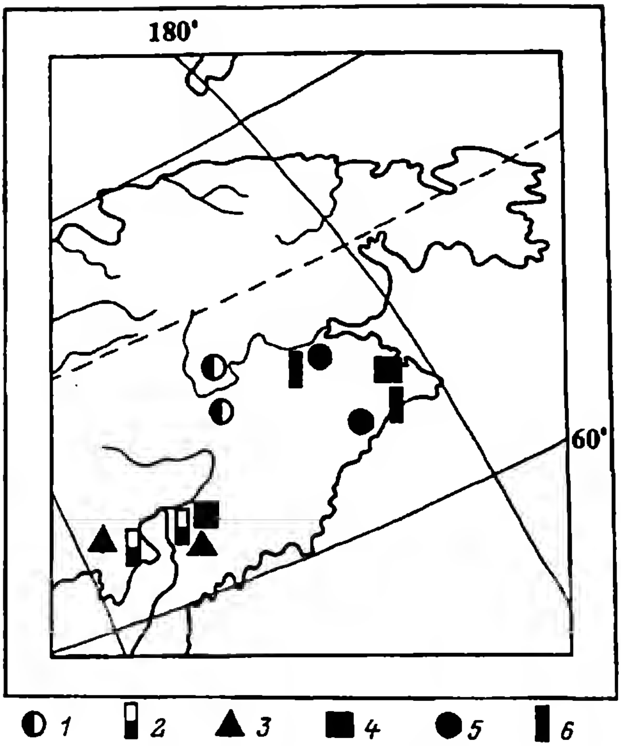


Рис. 1. Основные местонахождения меловых флор северо-востока России (по материалам Е. Л. Лебедева, А. Б. Германа, Л. Б. Головнёвой).

Флоры: *1* — гребёнкинская (криворечинская свита среднего течения р. Анадырь), *2* — пенжинская (нижняя часть валижгенской свиты мыса Конгломератового и п-ова Елистратова), *3* — кайваямская (верхняя часть валижгенской свиты мыса Конгломератового и п-ова Елистратова), *4* — барыковская (быстринская свита мыса Валижген и барыковская свита бухты Угольной), *5* — горнореченская (нижняя часть рарыткинской свиты хребта Рарыткин и каканаутская свита р. Каканвут), *6* — рарыткинская (верхняя часть рарыткинской свиты хребта Рарыткин и корякская свита бассейна р. Эмнма).

разнообразием и включает более 80 видов растений. Цикадофиты представлены родами *Taeniopteris, Cycadites, Nilssoniocladus* и несколькими видами рода *Nilssonia*. Гинкговые включают 2 вида рода *Ginkgo*, а также роды *Baiera* и *Sphenobaiera*. Чекановскиевые представлены родом *Phoenicopsis* и в гребёнкинской флоре встречаются уже редко. Из покрытосеменных преобладают различные виды *Menispermites* и крупнолистные платановые; распространены также виды из родов *Magnoliaephyllum, Dalbergites, Schefleraephyllum, Grebenkia, Celastrophyllum, Cissites, Dalembia, Sorbites*. Многие растения гребёнкинской флоры имеют цельнокрайные листья, что является свидетельством теплого субтропического климата. Обилие крупнолистных платановых свидетельствует, что климат в гребёнкинское время был не только теплым, но и влажным (Герман, 1993).

Пенжинская флора (поздний турон) происходит из нижней части валижгенской свиты на мысе Конгломератовом и на п-ове Елистратова (северо-западная Камчатка). Видовое разнообразие пенжинской флоры почти вдвое ниже по сравнению с гребёнкинской. Вымирает большинство раннемеловых растений, которые в гребёнкинской флоре играли еще значительную роль. Это древние хвойные (*Podozamites, Pagiophyllum, Arthrotaxopsis*), чекановскиевые, некоторые гинкговые и часть папоротников (*Coniopteris, Birisia, Cladophlebis*). Основными доминантами пенжинской флоры являются платановые, представленные родами *Platanus, Paraprotophyllum* и *Arthollia*, которые в основном характеризуются крупнолистностью и большой морфологической изменчивостью. В меньшей степени характерны *Trochodendroides*, *Myrtophyllum, Celastrophyllum* и *Penzhinia*. Среди хвойных преобладают *Sequoia* и «*Cephalotaxopsis*» *heterophylla*. Реже встречаются *Pityophyllum* и *Protophyllocladus*. Общее падение видового разнообразия и преобладание во флоре крупнолистных платановых с зубчатым краем свидетельствуют о том, что климат в этот период был гумидным и теплоумеренным.

Кайваямская флора (коньяк) происходит из верхней части валижгенской свиты на мысе Конгломератовом и иа п-ове Елистратова. В ней также доминируют крупнолистные платановые и представители рода *Trochodendroides*. Общее разнообразие флоры по сравнению с пенжинской флорой немного повышается и увеличивается содержание теплолюбивых видов с цельнокрайными листьями из родов *Magnoliaephyllum, Ternstroemitea, Sapotacites, Araliaephyllum*. Среди хвойных появляются современные роды *Metasequoia, Glyptostrobus, Thuja*.

Барыковская флора (сантон — ранний кампан) объединяет валижгенский и верхнебыстринский комплексы из быстринской свиты северо-западной Камчатки и барыковский комплекс из одноименной свиты в бухте Угольной. В этих флорах доминируют виды рода *Trochodendroides* и *Quercus tchucotica*. В северных регионах вновь появляются теплолюбивые цикадофиты, довольно обильные в местонахождениях. Несмотря на продолжающееся потепление климата, в это время наблюдается сокращение видового разнообрвзия, вероятно, связанпое с ухудшением условий увлажнения. О некоторой аридизации свидетельствуют сокращение обилия и разнообразия папоротников, преобладание хвойных с крючковидными листьями (*Sequoia fastigiata, S.* ex gr. *reichenbachii*) и исчезновение крупнолистных платановых.

Горнореченская флора (средний маастрихт) состоит из горнореченского флористического комплекса хребта Рарыткин и каканаутского флористического комплекса из юго-западной части Корякского нагорья. В этой флоре преобладают покрытосеменные из родов *Peculnea, Trochodendroides, Celastrinites, Dyrana, Platanus, Viburnum*. Хвойные играют подчииенную роль и представлены *Sequoia minuta, Parataxodium, Elatocladus*. Довольно значительное участие во флоре принимают *Ginkgo* и цикадофиты. Папоротники представлены единичными находками. По сравнению с барыковскими флорами здесь повышается число крупнолистных платановых и уменьшается число видов с цельнокрайными листьями, что свидетельствует о некотором увлажнении климата.

Рарыткинская флора (поздний маастрихт — даний) включает в себя рарыткинский флористический комплекс хребта Рарыткин и корякский флористический комплекс из бассейиа р. Эмима. Эта флора еще более круннолистная, чем горнореченская, и состоит преимущественно из видов с зубчатым краем листа, что указывает на еще большее похолодание и увлажнение климата. Хвойные по обилию остатков в местонахождениях часто преобладают над цветковыми и представлены веткопадными формами. На этом этане наблюдается окончательное вымирание цикадофитов. Среди цветковых доминируют *Corylus*, несколько видов рода *Trochodendroides, Platanus raynoldsii, Rarytkinia, Celastrinites, Platimelis* и *Quereuxia*.

Количественные температурные параметры позднемеловых климатов (табл. 1) были рассчитаны ири помощи упомянутого выше многофакторного анализа морфологии листьев древесных покрытосеменных — CLAMP. Этот метод был разработан J. A. Wolfe (1993), который проанализировал корреляцию между физиономическими признаками листьев и климатическими параметрами из более сотни современных флор из различных географических районов США. Признаки листьев (29) и климатические параметры (10), которые имели наилучшую корреляцию, были включены в базу данных для многофакторного статистического анализа CLAMP, который позволяет предсказать параметры древних климатов на основе изучения морфологии листьев древесных покрытосеменных из ископаемых флор. В дальнейшем этот метод был усовершенствован А. Б. Германом и R. A. Spicer (Kovach, Spicer, 1995; Herman, Spicer, 1997; Спайсер, Герман, 1998), которые также предложили использовать для этих целей канонический корреляционный анализ. Расчеты климатических параметров для барыковской, горнореченской и рарыткинской флор были произведены нами

ТАБЛИЦА 1

Температурные параметры позднемеловых флор северо-востока России, полученные на основании CLAMP-анализа (по данным Р. Спайсера, А. Б. Германа (1998) и Л. Б. Головнёвой)

Этапы развития флоры	Средняя температура, °С		
	года	самого теплого месяца	самого холодного месяца
Гребёнкинский	13.0	21.0	5.5
Пенжинский	7.1	17.8	−3.6
Кайваямский	9.2	18.7	0.1
Барыковский	9.7	18.6	1.6
Горнореченский	10.0	19.0	3.0
Рарыткинский	11.0	19.0	4.0
Стандартное отклонение	1.8	3.1	3.3

с помощью компьютерной программы CANOCO (версия 2.1) и расчетных таблиц, разработанных А. Б. Германом и R. A. Spicer. Для гребёнкинской, пенжинской и кайваямской флор использованы данные, полученные ранее (Спайсер, Герман, 1998). Из 8 климатических параметров, которые могут быть получены с помощью CLAMP, для анализа зависимости таксономического разнообразия палеофлор от климата был применен только один параметр — среднегодовая температура, поскольку именно этот климатический параметр имеет наивысшую корреляцию с морфологией листьев (Wolfe, 1993).

Для оценки таксономического разнообразия в каждой флоре был произведен подсчет общего числа видов, числа вновь появившихся и исчезающих таксонов, а также числа видов по основным систематическим группам. На основании этих данных были построены диаграммы (рис. 2—4), с помощью которых было проанализировано изменение таксономического разнообразия ископаемых флор в зависимости от среднегодовых температур на уровне видов и крупных систематических групп (отделов или классов).

Обсуждение результатов

Из рис. 2 видно, что эволюция крупных систематических групп в течение позднего мела почти не зависела от климата. Разнообразие цветковых во флорах постоянно нарастает от 35 % видового состава в гребёнкинской флоре до более 70 % к концу мела. Становление позднемеловых флор было связано не только с интенсивной диверсификацией цветковых, но и с появлением и развитием новых семейств хвойных, в первую очередь таксодиевых. Хвойные — это единственная мезофитная группа, которая, несмотря на вымирание многих таксонов в альбе—сеномане, сумела войти в новую фазу расцвета в позднем мелу. Наряду с этим на протяжении позднего мела наблюдается значительное сокращение и постепенное исчезновение таких мезофитных групп растений, как гинкговые, чекановскиевые и цикадофиты, а также папоротников. Сокращение систематического разнообразия и обилия папоротников (от 23 % в гребёнкинской до 6 % в рарыткинской флоре), вероятнее всего, связано с вытеснением папоротников цветковыми и, возможно, некоторыми хвойными. Единственной группой, для которой прослеживается изменение разнообразия в зависимости от температуры, являются цикадофиты, которые сохранились на северо-востоке России до конца мела. Количество родов и видов цикадофитов во флорах возрастает в периоды потеплений и уменьшается в холодные эпохи. Эта закономерность является достаточно универсальной и широко применяется палеоботаниками

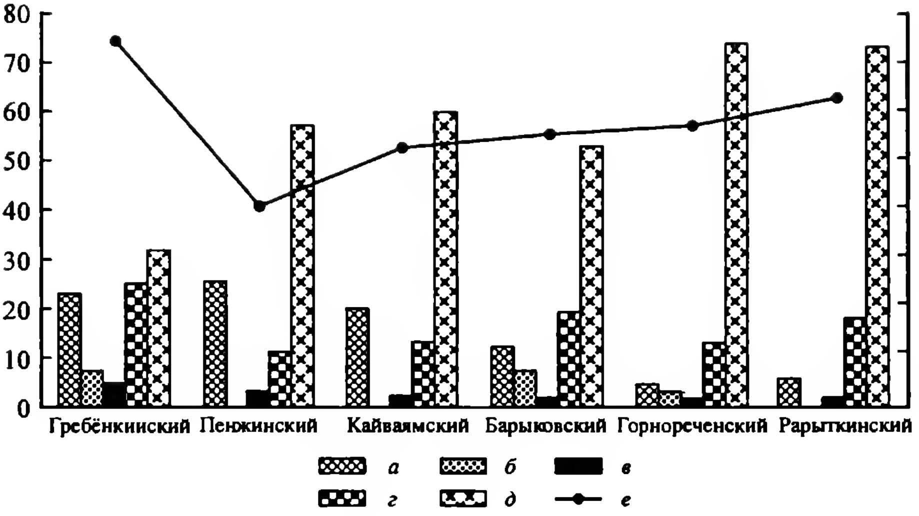


Рис. 2. Изменение соотношения основных систематических групп в позднемеловых флорах северо-востока России в зависимости от предполагаемых среднегодовых температур.

а—д — группы растений: *а* — папоротники, *б* — цикадофиты, *в* — гинкговые, *г* — хвойные, *д* — цветковые; *е* — температура. По горизонтальной оси — этапы развития флоры. По вертикальным осям: слева — доля видов от общего числа во флоре, %; справа — температура, °С.

для оценки мезозойских палеоклиматов (Красилов, 1985). В эпохи потеплений наблюдается также некоторое увеличение доли хвойных во флорах.

Очень малая зависимость развития крупных систематических групп растений от климата является закономерностью ожидаемой, но и она может проявляться в разной степени в разные эпохи эволюции растений. В частности, в раннемеловую эпоху зависимость развития крупных систематических групп от климата была выражена значительно сильнее, чем в позднем мелу. На материале по раннемеловым флорам северо-востока СССР В. А. Самылиной (1974) было показано, что возрастание видового и родового разнообразия папоротников и цикадофитов связано с периодами

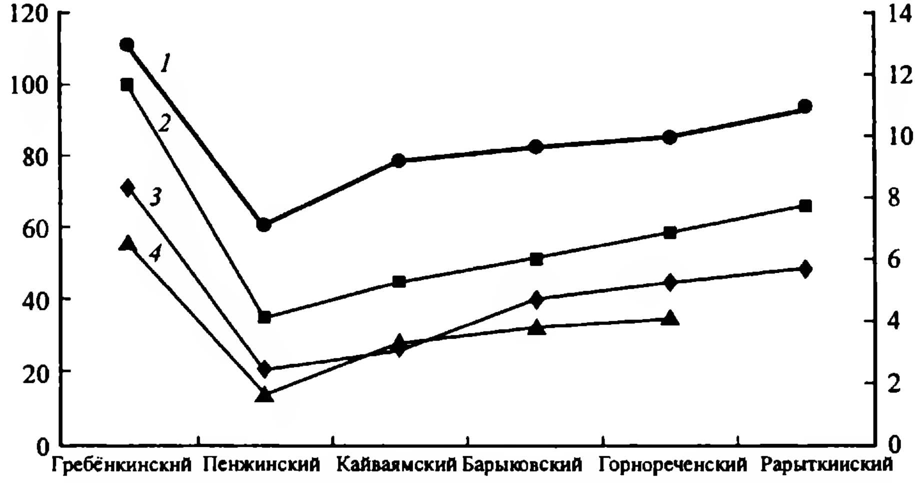


Рис. 3. Изменение видового разнообразия в позднемеловых флорах северо-востока России в зависимости от предполагаемых среднегодовых температур.

1 — температура, *2* — общее число видов, *3* — вновь появившиеся виды, *4* — вымершие виды. По горизонтальной оси — этапы развития флоры. По вертикальным осям: слева — число видов; справа — температура, °С.

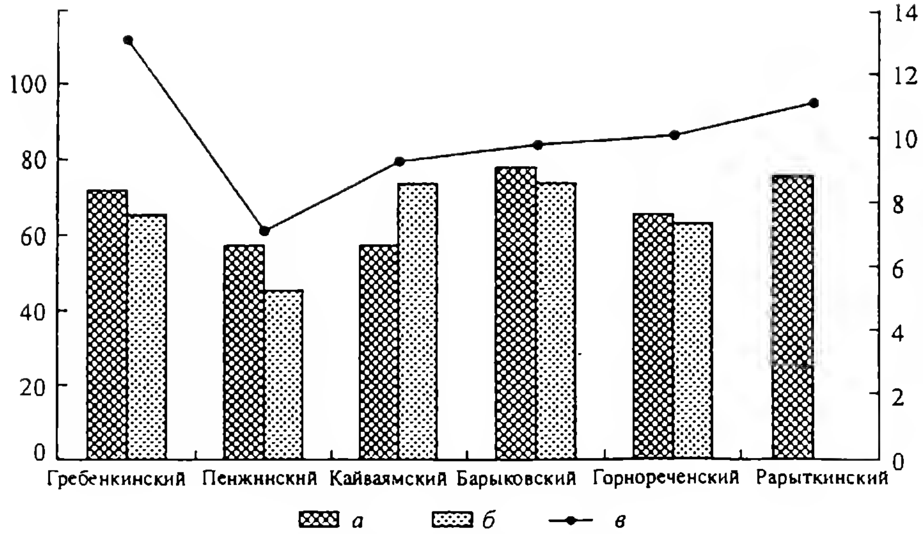


Рис. 4. Зависимость числа вновь появившихся (*а*) и вымерших (*б*) видов (% от общего числа видов) от предполагаемых среднегодовых температур (*в*).

По горизонтальной оси — этапы развития флоры. По вертикальным осям: слева — доля видов от общего числа видов во флоре, %; справа — температура, °С.

потеплений, а увеличение участия во флорах гинкговых и особенно чекановскиевых — с периодами похолоданий. Родовой состав раннемеловых флор менялся незначительно. Эволюция флоры на протяжении раннего мела выражалась в основном в изменении соотношений крупных систематических групп в зависимости от климата и в обновлении видового состава уже существующих родов.

Появление цветковых в альбе—сеномане на северо-востоке России привело к значительной интенсификации процессов эволюции флоры. Во флорах позднего мела на каждом этапе состав цветковых обновляется постоянно на 60—90 % на видовом уровне (табл. 2), а также в значительной степени на родовом и семейственном уровнях (Головнёва, Герман, 1998). Состав голосеменных на протяжении позднего мела менялся значительно менее интенсивно, и среди них имеется большая группа транзитных таксонов, существовавших на протяжении большей части позднего мела, например *Elatocladus smittiana* (Heer) Sew., *Parataxodium* sp. sp., *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew., *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, *Nilssonia serotina* Heer. Это может свидетельствовать о значительной устойчивости сообществ, образуемых этими голосеменными растениями. В разных флорах позднего мела в зависимости от климата обычно меняется только соотношение видов в пределах уже существующих родов или наблюдается незначительное видообразование, т. е. повторяется ситуация, характерная для эволюции голосеменных в раннемеловых флорах.

Анализ изменения таксономического разнообразия флор на протяжении позднего мела показал, что с изменениями климата наиболее тесно связаны флористические изменения на видовом уровне. Наблюдается четкая корреляция среднегодовой температуры с такими показателями, как общее видовое разнообразие и число вновь появляющихся и вымирающих видов (рис. 3). Кроме того, изучение характера вымираний и новообразований в различных меловых флорах показало, что во всех комплексах количество вновь образовавшихся видов в начале флористического этапа примерно равно количеству видов, вымерших в его конце (табл. 2; рис. 4). Это верно и для пессимальных, и для оптимальных климатических эпох, когда велико как образование новых видов, так и вымирание (Головнёва, Герман, 1998; Головнёва, 1998). Можно предположить, что образование новых видов древесных растений в

ТАБЛИЦА 2

Изменение видового разнообразия в позднемеловых флорах северо-востока России (по: Герман, Лебедев, 1991; Головнёва, 1994)

Этапы развития флоры	Общее число видов	Число видов (в скобках доля в процентах)		
		появляющихся на данном этапе	исчезающих на данном этапе	переходящих в данный этап из более раннего
Гребёнкинский	> 100	71 (71)	65 (65)	29 (29)
Пенжинский	35	20 (57)	16 (45)	15 (42)
Кайваямский	45	26 (57)	33 (73)	19 (42)
Барыковский	52	40 (77)	38 (73)	12 (23)
Горнореченский	59	45 (67)	41 (62)	14 (23)
Рарыткинский	67	49 (75)	—	17 (25)

какой-то мере является формой ответа флоры на изменение климатических условий. Диверсификация и вымирание на родовом и более высоких таксономических уровнях уже в значительно меньшей степени зависят от влияния внешней среды. В раннемеловых мезофитных флорах смены родового состава флор от этапа к этапу очень незначительны. Наблюдается только небольшое увеличение числа родов с максимумом в буор-кемюсской флоре (Головнёва, 1998). После сеноманской перестройки в позднемеловых флорах хвойные ведут себя точно так же, как и в раннем мелу, т. е. наблюдается в основном смена видов в пределах уже существующих родов. Для цветковых характерна бо́льшая зависимость эволюции надвидовых таксонов от экологических и климатических условий. На смену климата от этапа к этапу цветковые реагируют сменой не только видового, но обычно и родового состава. Однако выразить эту зависимость количественно не представляется возможным, поскольку таксономия меловых растений на родовом и семейственном уровнях недостаточно разработана и многие растительные остатки относятся к формальным искусственным таксонам.

Характер изменения климата оказывает не только прямое влияние на видовое разнообразие и структуру экосистем, но и на степень географической дифференциации флор и масштабы вымирания и таксонообразования (Головнёва, Герман, 1998; Головнёва, 1998).

Для оптимальных эпох влажного и теплого климата характерно высокое видовое разнообразие (табл. 2), преобладание полидоминантных сообществ с узкоспециализированными видами и большое число вновь образующихся таксонов. В мелу Северо-Востока наиболее оптимальными были буор-кемюсская и гребёнкинская флоры. Буор-кемюсская флора характеризуется первым появлением покрытосеменных, а в гребёнкинское время они становятся доминантами во флоре.

В эпохи с холодным и влажным климатом во флорах уменьшается видовое разнообразие и увеличивается степень доминантности в сообществах, но преобладают эвритопные виды с широкими географическими и стратиграфическими ареалами. В результате происходит гомогенизация флор различных регионов и стирание границ ранее существовавших провинций, как например в пенжинское и рарыткинское время. Эти периоды в эволюции флоры особенно благоприятны для стратиграфических корреляций на обширных пространствах. В силу менее узкой специализации таксоны этих эпох лучше переживают экологические кризисы, возникающие при флористических сменах, и масштабы вымирания в их конце обычно менее значительны.

Эпохи более засушливого климата в сантоне—маастрихте характеризуются также уменьшением видового разнообразия и увеличением степени доминантности сообществ. Но эти процессы сопровождаются усилением экологической специализации таксонов и, как следствие, высокой степенью эндемизма флор отдельных регионов. Максимум биохорологического разнообразия в мелу приходится на кампан—маастрихт. Стенобионтность многих видов приводит к значительным вымираниям в конце таких эпох даже при небольших климатических изменениях, как это наблюдается при переходе от кайваямской к барыковской флоре.

В целом степень обновления флоры на каждом этапе довольно высока. В кризисный период в конце каждого этапа вымирает от 45 до 80 % видового состава флор. В этом отношении мел-палеогеновая граница, которой на северо-востоке России соответствует горнореченско-рарыткинская смена с 62 % вымерших видов, не выделяется среди других внутримеловых кризисов в эволюции флоры.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-50335 и 96-05-65843).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Вахрамеев В. А. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М., 1988. 209 с.

Герман А. Б. Этапность и цикличность развития позднемеловой флоры Анадырско-Корякского субрегиона (северо-восток России) и их связь с климатическими изменениями // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 1. С. 87—96.

Герман А. Б., Лебедев Е. Л. Стратиграфия и флора меловых отложений северо-западной Камчатки. М., 1991. 189 с.

Головнёва Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья. СПб., 1994. 148 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 13).

Головнёва Л. Б. Эволюция флоры мелового периода на северо-востоке России // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 87—95.

Головнёва Л. Б., Герман А. Б. Закономерности эволюции флоры в позднем мелу на территории Северо-Западной Камчатки и Корякского нагорья // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1998. Т. 6. № 6. С. 3—16.

Красилов В. А. Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. М., 1985. 238 с.

Самылина В. А. Раннемеловые флоры северо-востока СССР (к проблеме становления флоры кайнофита). Л., 1974. 56 с. (XXVII Комаровские чтения).

Спайсер Р. Э., Герман А. Б. Меловой климат Азии и Аляски: сравнение палеоботанических свидетельств с компьютерной моделью // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 3—18.

Щепетов С. В., Герман А. Б., Белая Б. В. Среднемеловая флора правобережья р. Анадырь. Магадан, 1992. 165 с.

Herman A. B., Spicer R. A. New quantitative palaeoclimate data for the Late Cretaceous Arctic: evidence for a warm polar ocean // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1997. Vol. 128. N 1-4. P. 227—251.

Kovach W., Spicer R. A. Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool // Palaeoclimates: Data and Modelling. 1995. Vol. 2. P. 125—138.

Wolfe J. A. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages // U. S. Geol. Surv. Bull. 1993. Vol. 2040. 73 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 XI 1999

SUMMARY

Changes in taxonomical diversity of fossil floras influenced by mean annual temperatures were analyzed at the level of species, genera and large systematic groups (divisions or classes). Quantitative estimates of temperature during the Late Cretaceous were obtained using multivariate analysis of leaf morphology of woody angiosperms — CLAMP.

The evolution of large systematic groups in the Late Cretaceous was nearly unaffected by climate. The diversity of angiosperms steadily increased from 35 % of the specific composition in the

Grebenkian flora to 70 % by the end of the Cretaceous. This was accompanied by a considerable reduction and gradual disappearance of mesophytic plant groups, such as ginkgophytes, and cycadophytes, as well as ferns. The only group of plants where diversity was influenced by temperature changes is cycadophytes. The number of genera and species of cycadophytes increased during periods of warming and decreased during cooling periods. During warming there was also some increase in the percentage of conifers. However in the Early Cretaceous the effect of climate on the development of large systematic groups of plants was much more pronounced. Samylina (1974) showed that an increase in diversity of ferns and cycadophytes was connected with periods of warming, whereas during cooling there was increased involvement of ginkgophytes and especially *Czekanowskiopsida* in the floras. The appearance of flowering plants in north-eastern Russia during the Albian-Cenomanian led to much more intensive floristic evolution. At each floristic stage of the Late Cretaceous the angiosperm composition was constantly renewed by 60—90 % at the specific level and also significantly renewed at the level of genus and family (Golovneva, Herman, 1998). Changes in the gymnosperm composition throughout the Late Cretaceous were less intensive and there was a large group of gymnosperm taxa that survived over much of the period.

Taxonomic changes at the specific level were most closely connected with climatic variations. There is a distinct correlation between mean annual temperature and such indicators as total diversity of species and the number of appearing and extinct species. Besides, analysis of extinction dynamics and patterns of new plant formation in different Cretaceous floras has shown that in all plant assemblages the number of newly formed species at the beginning of floristic stage is nearly equal to that which became extinct by the end of the stage. This is true both for pessimal and optimal climatic epoch. This testifies that speciation is a sort of response of the flora to the changing environment. Diversification and extinction at the level of genus and higher taxonomic levels are less affected by the environmental conditions. In Early Cretaceous mesophytic floras a stage-to-stage turnover of the generic composition is practically nonexistent. After the Cenomanian reconstruction the behavior of conifers did not differ from that in Early Cretaceous, i. e. the turnover of species mainly occurred within the existing genera. For flowering plants the evolution of large taxa was markedly dependent on ecological and climatic conditions. Stage-to-stage changes in climate are reflected in a turnover of the specific and in most cases generic composition of flowering plants. However, quantitative assessment of this relationship is not yet feasible, since the taxonomy of the Cretaceous plants at the level of genus and family is not sufficiently developed.

The patterns of climatic changes is directly related to the specific diversity and ecosystem structure. This influence is also observed in the extent of geographic differentiation of floras and magnitude of extinction and formation of taxa. As today, during the Cretaceous the optimal epochs of humid and warm climate was characterized by great specific diversity, polidominant plants communities with highly specialized species and by the large amount of newly formed taxa. During the epochs of humid and cold climate there was a decline in specific diversity and an increase of domination level in plant communities, but prevailed eurytopic species with extensive geographic and stratigraphic distribution. This resulted in indistinct boundaries between previously existing provinces, e. g. during the Penzhinian and Rarytkinian floristic stages. These periods are most suitable for stratigraphic correlations over vast areas. Due to their wider specialization, taxa of these epochs are better adapted to survive ecological crises arising during floristic turnover and extinction is usually less extensive at the end of these epochs. Epochs of drier climate in the Santonian-Maastrichtian are characterized by reduced specific diversity and increased of domination level. But these processes are accompanied by higher ecological specialization of taxa and as a result by strict endemism of floras of individual regions. During the Cretaceous the maximum of biochorological diversity is marked in the Campanian-Maastrichtian. Stenobiontism of many species leads to great extinctions at the end of these epoch even at slight climatic changes.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.31

© Н. С. Снигиревская

НОВЫЕ ОТДЕЛЫ *ARCHAEOPTERIDOPHYTA* И *ARCHAEOSPERMATOPHYTA* И ИХ ОТНОШЕНИЯ С НЕКОТОРЫМИ ДРУГИМИ ГРУППАМИ ДЕВОНСКИХ РАСТЕНИЙ

N. S. SNIGIREVSKAYA. *ARCHAEOPTERIDOPHYTA* AND *ARCHAEOSPERMATOPHYTA* DIVISIO NOVUM AND THEIR RELATIONS TO SOME OTHER GROUPS OF DEVONIAN PLANTS

Показана значительная обособленность археоптерисовых внутри класса *Progymnospermopsida* Beck 1960 и отдела *Polypodiophyta* Takht. 1986. Предложено выделить *Archaeopteridophyta* div. nov. и *Archaeospermatophyta* div. nov. Археоптерисовые рассматриваются как слепая линия в эволюции высших растений, непосредственно не связанная узами родства с древнейшими семенными растениями.

Ключевые слова: археоптерисовые, аневрофитовые, праголосеменные, семенные папоротники, девон, карбон, семязачатки, микросинангии, купулы.

Как известно, типы псилофитовых, моховидных, плауновидных, псилотовых, членистостебельных и папоротниковидных, выделенные в одной из первых филогенетических систем сосудистых растений А. Л. Тахтаджяна (1956), были затем названы отделами (Тахтаджян, 1986). При этом из состава папоротниковидных в виде самостоятельных отделов были выделеные семенные папоротники (*Lyginopteridophyta*), гинкговые (*Ginkgophyta*), кордаитовые и хвойные (*Pinophyta*), цикадовые (*Cycadophyta*) и гнетовые (*Gnetophyta*), ранее относимые к отдельным классам. Не вдаваясь в другие детали системы Тахтаджяна, коснемся лишь тех таксонов, которые имеют прямое отношение к теме статьи.

Археоптерисовые и аневрофитовые сначала рассматривались среди прапапоротников *Primofilices* (Тахтаджян, 1956), которые со временем утратили статус особой группы, так как у большинства из них обнаружены листья, характерные для настоящих папоротников. По мнению Тахтаджяна (1956 : 168), главный член группы археоптерисовых род *Archaeopteris* «мог быть предком примитивных голосеменных» и «может быть поставлен между равноспоровыми папоротниками и *Cycadofilicales*. Он представляет собой, вероятно, переходную форму от первичных папоротников типа *Svalbardia* к примитивным семенным растениям. Однако стадия семязачатка археоптерисом не была еще достигнута».

В пределах класса *Polypodiatae* (Takhtajan, 1964; Кронквист и др., 1966) был предложен подкласс *Archaeopteridiidae*. Некоторые авторы (Danert et al., 1971) включали в него в виде порядков не только археоптерисовые (*Archaeopteridales*), но также аневрофитовые (*Aneurophytales*). Порядок *Archaeopteridales* был выделен W. Zimmermann (1930). В нем А. Н. Криштофович (1957) различал 3 подпорядка — *Marattineae*, *Ophioglossineae* и *Archaeopteridineae, считая последние также настоящими папоротниками.*

C. B. Beck (1960a, b, 1962) объединил порядки *Aneurophytales*, *Protopityales* и *Pityales* (в который включали и *Archaeopteris*) в класс праголосеменных *Progymnospermopsida* в соответствии с концепцией их непосредственного родства с голосеменными — классом *Gymnospermae* на основании того, что у представителей обоих классов уже в палеозое проявилась способность к камбиальной активности. В связи с тем что *Pitys* оказался семенным папоротником (Long, 1963; Beck, White, 1988), третий порядок *Pityales* был переименован в *Archaeopteridales*. Следует отметить, что класс *Progymnospermopsida* (Beck, 1960a, b, 1962, 1964, 1981; Beck, White, 1988), выделенный по признаку сочетания древесины «голосеменного» типа с «птеридофитовым» («free sporing») характером размножения (Beck, White, 1988), принципиально отличается от «stade» *Progymnosperme* sensu Saporta et Marion (1885), куда включали ископаемые растения из разных групп — плауновидных, членистостебельных, кордаитовых, цикадовых и др.

Поводом для выделения класса *Progymnospermopsida* было поистине эпохальное по значению открытие древесного габитуса у *Archaeopteris* (Beck, 1960a, b). *Progymnospermopsida* рассматриваются как группа, промежуточная по морфологии и возрасту между раннедевонскими птеридофитами, особенно членами *Trimerophytina* (Banks, 1968), и семенными растениями позднедевонского и более молодого возраста (Beck, White, 1988). Недавно M. J. Knaus (1995), развивая далее концепцию Beck, предложила рассматривать род *Genselia* в качестве недостающего эволюционного звена между *Archaeopteris* и хвойными.

P. G. Gensel и H. N. Andrews (1984 : 14) высоко оценили идею выделения группы прогимноспермопсида: «This is one of the major contributions that paleobotany has made to elucidating plant evolution, but we are in the early stages of understanding just what plants should be called a progymnosperm». Однако D. Bierhorst (1971) считал название «*Progymnospermopsida*» не вполне удачным, так как оно предполагает непосредственное филогенетическое родство с голосеменными. Y. Lemoigne (1982) полагает, что такие таксоны высшего ранга, как *Prespermaphyta, Proangiospermae, Progymnospermopsida* и др., в названиях которых отражены гипотетические родственные связи с голосеменными, покрытосеменными или другими группами растений, должны быть упразднены в связи с их недостаточной обоснованностью. Это мнение разделяет и Тахтаджян (1986), использующий для обозначения таксонов высшего ранга названия родов, избранных в качестве типов.

В 1978 г. я (Снигиревская, 1978; Тахтаджян, 1978) выделила особый класс *Archaeopteridopsida* внутри типа папоротниковидных — впоследствии отдела *Polypodiophyta* (Тахтаджян, 1986). Мной было высказано предположение рассматривать класс *Aneurophytopsida* Bierhorst (1971) без археоптерисовых. Бифациальный камбий по существу единственный важный признак, общий для этих групп, четко различавшихся не только внешней и внутренней морфологией, но также характером репродуктивной сферы — гомоспоровой у аневрофитовых и гетероспоровой у археоптерисовых и, по-видимому, протопитисовых.

Недавно было предложено новое название для самостоятельного отдела *Archaeopteriphyta* (Снигиревский, 1998; Snigirevskaya, 1999), которое является nomen nudum. Композит «*Archaeopteriphyta*» составлен из греческих словообразовательных элементов, поэтому, согласно устной консультации С. А. Тахтаджяна, перед корнем *-phyt-* сохраняется гласный *-i-*, входящий в основу названия *pteris*. Однако, следуя традициям ботанической номенклатуры, предлагаю ныне именовать этот отдел как *Archaeopteridophyta* div. nov. Соответственно ранее предложенное название *Archaeopteriphyta* nom. nud. становится его синонимом.

Автором семейства *Archaeopteridaceae* обычно считают A. J. Eames (1936). Он рассматривал его в группе семенных папоротников, предполагая, что у рода *Archaeopteris* были семена. Тахтаджян (1986) в очередном варианте его системы в качестве автора этого семейства указал И. Ф. Шмальгаузена (Schmalhausen, 1894), который первым обратил внимание на существенные отличия археоптерисовых от остальных папоротников, предложив выделить их в особую группу *Archaeopteridae* (опубликовано с окончанием *-idae*, подобно семействам в зоологической номенклатуре). Следует подчеркнуть, что понимание Шмальгаузеном этой группы было очень близким к нынешним представлениям о ней. Однако складывается впечатление, что в его публикации имеется опечатка в окончании названия группы на *-idae*. Выделяя археоптерисовые как новую группу, он ссылался на то, что предлагает ее взамен

Palaeopterideae в системе W. P. Schimper (in Zittel, 1890), опубликованной 4 годами ранее. Но в системе Schimper внутри семейств в классе *Filicaceae* (тогда названия классов имели то же окончание, что и семейства) были приведены подсемейства, оканчивающиеся на *-ideae*, например *Angiopterideae*. Однако семейства и подсемейства были выделены Schimper для ископаемых папоротников только определенного систематического положения, которые, по его словам, имели отчетливые органы размножения.

Archaeopteris попал в группу ископаемых папоротников, обозначенных как «Filices incertae sedis systematicae. Gruppierung der sterilen Blätter» (Schimper in Zittel, 1890: VI, 112, 113). Для этой группы приведен перечень таксонов без пояснения их статуса, но с окончанием *-ideae*, принятым для названий подсемейств в предыдущей группе. На рис. 86 у Schimper дано изображение *Palaeopteris hibernica* (E. Forbes) Schimper (тип рода *Archaeopteris* Dawson 1871) с четко выраженными спороносными органами, что не соответствовало принципу выделения группы папоротников только со стерильными листьями, в которую он поместил этот род.

Шмальгаузен (Schmalhausen, 1894), выводя *Archaeopteris* из этой искусственной группы, отмечал наиболее существенные отличия археоптерисовых от других папоротников. Среди них отсутствие характерного для последних улиткообразного закручивания листьев, их очередное расположение и радиально-симметричное строение осей конечных побегов, кажущихся на отпечатках растений в породе плоскими, похожими на перья папоротников. Последние 2 особенности были подтверждены анатомическими исследованиями (Beck, 1960a, b, 1962, 1967; Carluccio et al., 1966; Scheckler, 1978; Снигиревская, 1982; Beck, White, 1988; Kenrick, Fairon-Demaret, 1991) лишь спустя более 50 лет после выхода в свет работы Шмальгаузена (Schmalhausen, 1894). Тем не менее до недавнего времени палеоботаники интерпретировали конечные облиственные ветви *Archaeopteris* как перья папоротников.

В настоящей статье сделана попытка обосновать целесообразность выделения в самостоятельные отделы не только археоптерисовых, но также древнейших семенных растений, с которыми их обычно сближают. Эта попытка является развитием наметившейся в 1980—1990-е гг. тенденции на разукрупнение многих макротаксонов высших растений. Она наиболее ярко проявилась в одной из последних систем А. Л. Тахтаджяна (1986). Перегруженность классами, порядками и семействами таких крупных групп, как настоящие папоротники и голосеменные, была обусловлена стремлением найти в их пределах непрерывную цепь эволюционных преобразований от предков к потомкам через серию переходных форм. Однако нередко логически выстроенные последовательности предполагаемых преобразований слабо подкреплялись фактическими данными.

Основанием для пересмотра ранга и статуса некоторых из макротаксонов, в частности *Progymnospermopsida*, является накопление сравнительных данных по морфологии и анатомии благодаря широкому внедрению в практику палеоботанических исследований современных методов, обогативших их новыми подходами и открытиями. Следует отметить оригинальную концепцию стелярной организации и ветвления вегетативных и генеративных побегов археоптерисовых (Scheckler, 1978; Kenrick, Fairon-Demaret, 1991; Trivett, 1993; Meyer-Berthaud et al., 2000), а также новые данные о структуре их листовых следов (Снигиревская, 1982; Kenrick, Fairon-Demaret, 1991), характере корневой системы (Снигиревская, 1984, 1985) и особенностях жизненного цикла (Снигиревская, 1988, 1995; Scheckler et al., 1997). Применение кладистического анализа (Rothwell, Serbet, 1994; Crane, Kenrick, 1997) значительно обогатило филогенетическую систематику новыми подходами к анализу последовательности появления в процессе эволюции тех или иных признаков, представляющих особый интерес для характеристики таксонов высокого ранга.

Archaeopteridophyta Snig. divisio novum

— *Archaeopteriphyta* Snig. 1998, in Snigirevsky, Probl. bot. sci. at the boundary 20—21 Centuries. Abstr. II (X) Congr. Rus. bot. soc. : 236 nom. nud.; Snigirevskaya, 1999. Abstr. XVI Intern. Bot. Congr. : 13, nom. nud.

Muture sporophyte is true tree, with high lifted crone, picnoxylic and radially symmetrical organization of ultimate and penultimate branches, with evidently monopodial and adventitious branching of stem, and early deciduous laterals; stem vascular system eustelic with nonmedullated ultimate branches, primary bundles mesarch; root system axial, picnoxylic, dichotomically and dichopodially branched, with ectophloic protostele; secondary xylem, phloem and periderm both in stem and root; primary cortex in young bramches and secondary one in muture branches of all orders thick; radial tracheids pitting of the stem and root secondary wood cohortoid; leaves undeciduous, planated, entire to deep dissected, alternated, almost decussated, if 2-seriated, decurrent to the stem, without curving typical for ferns; axillary buds absent; leaf traces tetrarch, with lacunes usually masked by the secondary xylem; heterosporous, monoecious plants; strobiles terminal or proliferated by vegetative branches; sporophylls dissected in different rate, ambisporangiate, with 2—4-seriated, adaxial, elongated, stalked sporangia dehiscend by longitudinal split with stomitum; megasporangia placed in the lower part of sporophyll, microsporangia in the upper one; micro- and megaspore tetrades usually tetrahedric; after desintegration of tetrades and reproductive branches falling megaspores remained inside tapetum in sporangia up to maturation; female and male gametophytes multicellular, endosporic.

Type: *Archaeopteris* Dawson, 1871.

A class *Archaeopteridopsida* Snig. 1978, an order *Archaeopteridales* W. Zimm. 1930, a family *Archaeopteridaceae* Schmalh. 1894. and 3 genera — *Archaeopteris* (Dawson, 1871), *Callixylon* (Zalessky, 1911), *Eddya* (Beck, 1967) are in the new divisio. *Tanaitis* (Krassilov et al., 1987) seems to be identical *Archaeopteris*. Diagnostic features for the genus relate rather with specific than generic differences in reproductive branches, sporangia and spores. Including *Caracuboxylon* (Zalesskij, Čircova, 1930) and *Bachasupteris* (Zalessky, 1937) into *Archaeopteridaceae* needs the confirmation. The diagnosis of the divisio is based upon characteristics of archaeopterids as taxa in different ranks given by J. Schmalhausen (1894), W. Zimmermann (1930), A. Eames (1936), C. Beck (1962, 1964, 1981), P. Bonamo (1975), S. Scheckler (1974, 1978), N. Snigirevskaya (Снигиревская, 1978, 1988; Snigirevskaya, 1995), C. Beck, D. White (1988).

Distribution. North America, Eurasia, Africa, Australia; in the Late Devonian and Early Carboniferous circumglobal, in tropical and subtropical regions of all palaeocontinents. Data on distribution in temperate and boreal regions of the Late Devonian (Southern Africa) needs the revision.

Geological age. Late Devonian (Frasnian, Famennian), Early Carboniferous (the Early Tournaisien=Early Mississippian).

Зрелый спорофит — настоящее дерево, с высоко поднятой кроной, пикноксилической организацией и радиальной симметрией всех ветвей последнего и предпоследнего порядков, с моноподиальным и адвентивным ветвлением ствола и рано опадающими боковыми ветвями; проводящая система эвстелического типа при отсутствии сердцевины в конечных ветвях, первичные проводящие пучки мезархные; корневая система осевая, пикноксилическая, дихотомически и дихоподиально ветвящаяся, с эктофлойной протостелой; как для надземных, так и подземных осевых органов характерно образование вторичных тканей ксилемы, флоэмы и коры; первичная кора в молодых побегах и вторичная — в зрелых ветвях всех порядков ветвления мощная; радиальная поровость трахеид вторичной ксилемы стебля и корня когортоидного типа; листья неопадающие, плоские, без признаков закручивания, характерного для папоротников, от цельных до глубокорассеченных, расположены в очередном порядке, низбегающие на стебель; пазушные почки отсутствуют; листовые следы тетрархные, с лакунами, обычно замаскированными вторичной ксилемой;

растения гетероспоровые, однодомные; стробилы верхушечные, или пролиферированные вегетативным побегом; спорофиллы в разной степени рассеченные, амбиспорангиатные, с адаксиально расположенными в 2—4 ряда, удлиненными спорангиями, на ножках, раскрывающимися с помощью стомия продольной щелью; мегаспорангии расположены в нижней части спорофилла, а микроспорангии — в верхней; тетрады микро- и мегаспор преимущественно тетраэдрического типа; после дезинтеграции тетрад и опадения генеративных побегов мегаспоры остаются внутри спорангиев — в ткани тапетума до полного созревания; женские и мужские гаметофиты многоклеточные, эндоспорические.

Тип: *Archaeopteris* Dawson 1871.

В отделе один класс *Archaeopteridopsida* Snig. 1978, один порядок *Archaeopteridales* W. Zimm. 1930, одно семейство *Archaeopteridaceae* Schmalh. 1894 и три рода — *Archaeopteris* (Dawson, 1871), *Callixylon* (Zalessky, 1911), *Eddya* (Beck, 1967). Род *Tanaitis* (Krassilov et al., 1987) представляется идентичным *Archaeopteris*. Приведенные для него диагностические признаки касаются скорее видовых, а не родовых различий в строении генеративных побегов, спорангиев и спор. Отнесение к *Archaeopteridaceae* родов *Caracuboxylon* (Zalesskij, Čircova, 1930) и *Bachasupteris* (Zalessky, 1937) нуждается в обосновании.

Диагноз отдела основывается на описаниях археоптерисовых как особой таксономической группы в разном понимании, приведенных И. Ф. Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1894), W. Zimmermann (1930), A. Eames (1936), C. Beck (1962, 1981), P. Bonamo (1975), S. Scheckler (1974, 1978), Н. С. Снигиревской (1978, 1988; Snigirevskaya, 1995), C. Beck, D. White (1988).

Распространение. Северная Америка, Евразия, Африка, Австралия; в позднем девоне и раннем карбоне — циркумглобальное, в тропическом и субтропических поясах, на всех палеоконтинентах. Данные о распространении в умеренных и бореальных областях позднего девона (Южная Африка) нуждаются в проверке.

Геологический возраст. Поздний девон (франский и фаменский века) и ранний карбон (начало турнейского века = начало миссисипия).

Повышение таксономического ранга группы до отдела представляется возможным в связи с новыми данными, в частности полученными мной (Снигиревская, 1982, 1984, 1988), о характере корневой системы, строении листовых следов и эндоспорическом развитии как женского, так и мужского гаметофитов. Было высказано предположение, что развитие бифациального камбия у девонских аневрофитовых и археоптерисовых, а также у голосеменных раннего карбона является результатом конвергенции, возможно основанной на ранней дивергенции этих отделов от разных представителей предковой группы, которая неизвестна в ископаемом состоянии (Снигиревская, 1988, 1995; Snigirevskaya, 1999).

Появление археоптерисовых отмечено в самом начале позднего девона (Chaloner, Sheerin, 1979; Снигиревский, 1997[1]), когда риниофиты уже почти исчезли, а достоверные эквизетофиты и настоящие папоротники еще не появились. Современниками археоптерисовых были аневрофитовые, кладоксилоновые (относимые то к эквизетофитам, то к настоящим папоротникам), а также гетероспоровые баринофитовые. Одновременно с ними определилась линия ликоподиофитов, в том числе гетероспоровых. Во второй половине фамена, незадолго до исчезновения аневрофитовых и археоптерисовых, появились семенные растения.

Сопоставление археоптерисовых с другими группами девонских растений ограничивается небольшим набором признаков и убедительно свидетельствует против непосредственного родства с какой-либо из них. В частности, от аневрофитовых, с которыми их обычно объединяют в классе праголосеменных, они отличаются гетероспоровостью, когортоидной (термин предлагается впервые), т. е. групповой, поровостью на радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы, иногда не вполне удачно именуемой калликсилоидной или каллитроидной (Снигиревская, 1995), эвстелическим (наряду с лишенными медулляции конечными ветвями) типом организации проводящей системы стебля, развитием настоящих, плоских листьев, лишенных признаков улиткообразного закручивания, свойственного папоротникам.

---

[1] По-видимому, автор приводит одни из наиболее ранних находок в нижнефранских отложениях девона.

Достоверных данных об облике аневрофитовых до сих пор нет. В ископаемом состоянии известны лишь фрагменты многократно ветвящихся веточных систем, по которым, однако, ничего нельзя сказать о жизненной форме растений. Скорее всего они были или травами, или небольшими кустарниками. Среди известных у них признаков альтернативными археоптерисовым являются верхушечное расположение спорангиофоров или спорангиев, гомоспоровость, рассеянная или, как ее называют при описании ископаемых древесин, араукариоидная (не вполне удачный термин с филогенетической посылкой), поровость на радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы, протостелический тип организации проводящей системы осей всех порядков ветвления; отсутствие плоских, фотосинтезирующих органов, аналогами которых были многократно дихотомирующие в 3 плоскостях придатки. Наблюдается терминальное закручивание как вегетативных, так и спороносных ветвей, подобно многим другим девонским растениям различной систематической принадлежности (*Zosterophyllum, Gosslingia, Oricilla, Orestovia, Sawdonia, Koniora, Protopteridium* и др.), а также появившимся позже настоящим папоротникам, хотя различий между последними и аневрофитовыми гораздо больше, чем сходства. Таким образом, рассмотрение археоптерисовых вместе с аневрофитовыми в одном классе *Progymnospermopsida* кажется не вполне оправданным.

Выделение археоптерисовых также из отдела *Polypodiophyta* (Тахтаджян, 1986) делает его менее гетерогенным и более естественным. Как известно, папоротники отличаются от археоптерисовых в первую очередь тем, что никогда не бывают древесными, а представлены травянистыми или древовидными формами, причем с маноксилической структурой стебля и адвентивной корневой системой. У них имеются спящие почки. Листья папоротников, за исключением ужовниковых, закручены в почкосложении. Спорангии никогда не бывают адаксиальными, как у археоптерисовых, а располагаются поверхностно и только с абаксиальной стороны листа или по его краю, иногда терминально, раскрываются продольной или поперечной щелью благодаря развитию кольца. Среди настоящих папоротников доминируют равноспоровые растения. Однако имеются разноспоровые, однодомные папоротники с амбиспорангиатными спорофиллами, как у археоптериса. Они представлены в современной флоре преимущественно водными растениями порядков *Marsileales* и *Salviniales*, известными также в ископаемом состоянии. Таким образом, сходная модель расположения женских и мужских спорангиев реализовалась у разных жизненных форм растений при весьма различной организации спорофита.

Сравнение наиболее существенных признаков, включенных в диагноз нового отдела *Archaeopteridophyta*, и несколько иной, чем у сторонников концепции праголосеменных, подход к оценке этих признаков позволяют сделать вывод об обособленности археоптерисовых как от аневрофитовых, так и от настоящих папоротников. Уникальность *Archaeopteridophyta* в сочетании древесной жизненной формы с бессеменным способом размножения, что неизвестно ни среди современных, ни ископаемых растений. Я полагаю, что вычленение археоптерисовых в ранге нового отдела из класса *Progymnospermopsida* в системе Gensel и Andrews (1984) и отдела *Polypodiophyta* в системе Тахтаджяна (1986) позволяет лучше понять их место в эволюции высших растений. Возможно, филогенетические связи археоптерисовых, аневрофитовых и голосеменных уходят корнями к разным представителям еще не установленной палеоботаниками общей исходной группы (предположительно трактуемой также в ранге отдела или класса), потенции которой в таком случае должны были быть поистине неисчерпаемыми. Считать голосеменные, появившиеся также в позднем девоне, непосредственными потомками археоптерисовых нет фактических оснований. Слишком различны эти 2 группы по морфологии и биологии. Не говоря уже о том, что в соответствии с принципом L. Dollo (1893) значительная подвинутость и высокая специализация всех признаков структурной организации, обеспечившие археоптерисовым в конце среднего девона широкие возможности для расселения в первичных наземных сообществах, сделали их потенциально бесперспективными с точки зрения дальнейшего эволюционирования. Скорее всего археоптерисовые представляли слепую линию в эволюции девонских растений, что уже отмечалось ранее (Снигиревская, 1985, 1988, 1995; Snigirevskaya, 1999). На филогенетической схеме Zimmermann (1930, 1959) *Archaeopteridales* изображены как тупиковая ветвь, отходящая от общих корней с *Cladoxylales* и *Coenopteridales*; связь *Pteridospermae* с предполагаемыми общими предками обозначена пунктиром почти параллельно основному стволу древнейших папоротников. Предлагаемая мной модель рассуждений в определенной степени является дальнейшим развитием его взгляда на археоптерисовые, хотя они выведены мной за рамки *Filicinae* s. l.

Как уже упоминалось, древнейшие и до сих пор загадочные, с точки зрения внешнего облика и общей морфологии, семенные растения девона и раннего карбона обычно связывают родственными узами с аневрофитовыми и археоптерисовыми. Большинство авторов относят их к группе семенных папоротников (Тахтаджян, 1956, 1986; Beck, 1960a, b, 1962; Andrews, 1963; Gensel, Andrews, 1984; Мейен, 1987; Rothwell, Erwin, 1987; Beck, White, 1988; Rothwell et al., 1989, и др.). B. A. Thomas и R. A. Spicer (1987) рассматривают их вместе с праголосеменными, не определяя их места в каком-либо макротаксоне.

Объединение древнейших семенных растений с хорошо известными среднекарбоновыми представителями этой группы не вполне оправдано, так как они не обнаруживают никаких других черт строения, свойственных семенным папоротникам, кроме семязачатков с пыльцевой камерой. В ископаемом состоянии известны только конечные ветви последнего и предпоследнего порядков ветвления с верхушечными семязачатками или микросинангиями и ничего не известно об облике материнских растений. Терминальное положение семязачатков и купул резко отличает их от типичных семенных папоротников. В свое время С. В. Мейен (1987) пытался найти выход из трудностей таксономического характера, считая, что наиболее древние из известных ископаемых семязачатков связаны с представителями разных таксонов высокого ранга. Семязачатки с билатеральной симметрией он относил к порядку *Calamopityales* в классе *Ginkgoopsida*, а радиально-симметричные — к порядку *Lagenostomales* в классе *Cycadopsida*. Между тем, по-видимому, прав G. W. Rothwell (1985 : 325), который считает, что «самые ранние голосеменные могли быть менее разнообразны, чем обычно предполагают». Хотя в одной из последних публикаций он подвергает сомнению их монофилетическое происхождение, рассматривая среди семенных папоротников (Rothwell, Serbet, 1994). Пока никаких вегетативных структур, свойственных семенным папоротникам в узком понимании, в органической связи с древнейшими семязачатками не найдено. Развивая далее тенденцию на повышение ранга классов внутри основных крупных отделов в системе Тахтаджяна (1986), предлагаю древнейшие голосеменные рассматривать в ранге нового отдела *Archaeospermatophyta* div. nov., возможно родственного *Lyginopteridophyta* sensu Takhtajan.

В публикациях по проблемам систематики и филогении древнейших семенных растений они иногда условно именуются «гидраспермами» (англ. «hydrasperms») от названия древнейшего рода *Hydrasperma* (например, см.: Rothwell et al., 1989). В кладистических классификациях с их появлением связаны «plesion *Hydraspermaceae*» или *Hydraspermales* (Crane, Kenrick, 1997) без указания ранга, но с сохранением традиционных окончаний семейства и порядка. В пределах класса *Pteridospermopsida* (в понимании Gensel, Andrews, 1984) были выделены порядок *Elkinsiales* и сем. *Elkinsiaceae* с типом *Elkinsia* (Rothwell et al., 1989). Позже на основании рода *Pullaritheca* (Rothwell, White, 1989) был основан также порядок *Pullarithecales* с сем. *Pullarithecaceae* (Doweld, 1998; диагноз дан в сноске на с. 8). Сюда относятся однодомные растения с семязачатками и микросинангиями, причем последние также окружены купулоподобными структурами.

Archaeospermatophyta Snig. divisio novum.

Herbs (?), reproductive branches three-dimentional, cruciately-forking, stem protostelic, without or with small secondary xylem; 1, 2 or many ovules in terminal position, radially- or bilaterally symmetrical, partly or completely surrounded by also terminal cupules, divided into segments; pollen chamber with ovoid to tubular lagenostom and central column; integument smooth or spiny, rare winged, proximally fused with nucellus (= nondehiscent megasporangium), usually divided distally into free lobes surrounding micropyle or without the last; a megaspore tetrade usually free, sometimes fused with nucellus; a functional megaspore is a unit complex with three, fused proxymally, abortive ones; microsynangia twisted, terminal, partly surrounded by cupula-like structures.

Type: *Archaeosperma* Pettitt et Beck 1968.

There are at least 2 orders: *Elkinsiales* Rothwell, Scheckler et Gillespie 1989 with a family *Elkinsiaceae* Rothwell, Scheckler et Gillespie 1989, and *Pullarithecales* Doweld 1998 with a family *Pullarithecaceae* Doweld 1998 in the new division.

Diagnosis is based upon published characteristics of the Late Devonian and Early Carboniferous ovules and microsynangia (Long, 1960; Andrews, 1963; Pettitt, Beck, 1968; Chaloner et al., 1977; Chaloner, Sheerin, 1979; Taylor, Milley, 1979; Matten et al., 1980; Tayior, 1981, 1982; Rothwell, 1985; Fairon-Demaret, Scheckler, 1986; Rothwell, Scheckler, 1988; Rothwell et al., 1989; Rowe, 1992; Rothwell, Serbet, 1994; Crane, Kenrick, 1997; Kenrick, Crane, 1997; Doweld, 1998, et al.).

Distribution. Eurasia, North America.

Geological age. Late Devonian (Middle and Late Famennian) and Early Carboniferous (Early Tournaisian = Early Mississippian).

По-видимому, травянистые (?) растения; генеративные побеги крестовидно ветвятся в 3 плоскостях; стебель протостелический, без или со слабо развитой вторичной ксилемой; семязачатки в количестве 1, 2 или нескольких, радиально- или билатерально-симметричные, верхушечные, частично или полностью окруженные также обычно верхушечными купулами с рассеченными в разной степени сегментами; интегумент голый или опушенный, обычно на дистальном конце так же рассеченный на свободные лопасти, окружающие микропиле или без него; проксимально интегумент срастается с нуцеллусом (= нераскрывающимся мегаспорангием); тетрада мегаспор обычно свободная, иногда срастается с нуцеллусом; функционирующая мегаспора одна, представляющая единый комплекс с 3 абортивными мегаспорами, сросшимися с ней проксимально; микросинангии закрученные, верхушечные, частично окруженные купулоподобными обертками.

Тип: *Archaeosperma* Pettitt et Beck 1968.

В отделе ио крайней мере 2 порядка: *Elkinsiales* Rothwell, Scheckler et Gillespie 1989 с сем. *Elkinsiaceae* Rothwell, Scheckler et Gillespie 1989 и *Pullarithecales* Doweld 1998 с сем. *Pullarithecaceae* Doweld.

Диагноз отдела основан на опубликованных описаниях семязачатков и микросинангиев из позднего девона и раннего карбона (Long, 1960; Andrews, 1963; Pettitt, Beck, 1968; Chaloner et al., 1977; Chaloner, Sheerin, 1979; Taylor, Milley, 1979; Matten et al., 1980; Taylor, 1981, 1982; Rothwell, 1985; Fairon-Demaret, Scheckler, 1986; Rothwell, Scheckler, 1988; Rothwell et al., 1989; Rowe, 1992; Rothwell, Serbet, 1994; Crane, Kenrick, 1997; Kenrick, Crane, 1997; Doweld, 1998, и др.).

Распространение: Евразия, Северная Америка.

Геологический возраст. Поздний девон (середина и конец фаменского века) и ранний карбон (начало турнейского века = начало миссисипия).

Характер генеративных ветвей с семязачатками с микросинангиями и анатомическое строеиие осей скорее свидетельствуют о травянистом облике растений, что отмечалось ранее (Снигиревская, 1988, 1995; Snigirevskaya, 1995). В настоящее время нет никаких данных, свидетельствующих о том, что они были древесными. Вполне вероятно, что обоеполость окажется характерной не только для *Pullaritheca*,

но также для других древнейших семенных растений позднего девона и раннего карбона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Криштофович А. Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л., 1957. 650 с.

Кронквист А., Тахтаджян А., Циммерман В. Высшие таксоны *Embryobionta* // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 5. С. 629—634.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.

Снигиревская Н. С. К систематике древнейших папоротников // Тез. докл. VI Делегат. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л., 1978. С. 361—362.

Снигиревская Н. С. Побег *Archaeopteris archetypus* с сохранившейся анатомической структурой // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1237—1243.

Снигиревская Н. С. Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1984. Т. 27. С. 28—38.

Снигиревская Н. С. Поздний девон — время появления лесов как природного явления // Тез. докл. 31-й Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1985. С. 72—73.

Снигиревская Н. С. Поздний девон — время появления лесов как природного явления // Становление и эволюция континентальных биот.: Тр. 31-й сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1988. С. 115—124.

Снигиревская Н. С. Археоптерисовые и их значение в эволюции растительного покрова суши // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 70—76.

Снигиревский С. М. Позднедевонская флора Северного Тимана: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. СПб., 1997. 16 с.

Снигиревский С. М. О некоторых трудностях фитогеографических построений в позднем девоне // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. II (X) съезда РБО. СПб., 1998. С. 236—237.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.; Л., 1956. 488 с.

Тахтаджян А. Л. Классификация и филогения папоротниковидных // Жизнь растений. Т. 4. М., 1978. С. 166—170.

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Andrews H. N. Early seed plants // Sci. 1963. Vol. 142. N 3594. P. 925—931.

Banks H. P. The early history of land plants // Evolution and environment / Ed. by E. T. Drake. New Haven, 1968. P. 73—107.

Beck C. B. Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon* // Sci. 1960a. Vol. 131. P. 1524—1525.

Beck C. B. The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon* // Brittonia. 1960b. Vol. 12. N 4. P. 351—368.

Beck C. B. Reconstruction of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position // Amer. J. Bot. 1962. Vol. 49. P. 373—382.

Beck C. B. The woody fern-like trees of the Devonian // Torrey Bot. Club. Mem. 1964. Vol. 21. P. 26—37.

Beck C. B. Eddya sullivanensis gen. et sp. nov., a plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York // Palaeontographica. 1967. Bd 121 B. Lfg. 1-3. P. 1—22.

Beck C. B. Archaeopteris and its role in vascular plant evolution // Paleobotany, paleoecology and evolution / Ed. by K. J. Niklas. New York. 1981. Vol. 1. P. 193—230.

Beck C. B., White D. C. Progymnosperms // Origin and evolution of gymnosperms / Ed. by C. B. Beck. New York, 1988. P. 1—84.

Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. New York, 1971. 560 p.

Bonamo P. M. The *Progymnospermopsida*: building a concept // Taxon. 1975. Vol. 24. N 5-6. P. 569—579.

Carluccio L. M., Hueber F. M., Banks H. P. Archaeopteris macilenta, anatomy and morphology of its frond // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 7. P. 719—730.

Chaloner W. G., Hill A. J., Lacey W. S. First Devonian platyspermic seed and its implications in gymnosperm evolution // Nature. 1977. Vol. 265. N 5591. P. 233—235.

Chaloner W. G., Sheerin A. Devonian macrofloras // Special papers in Palaeontology. 1979. Vol. 23. P. 145—161.

Crane P. R., Kenrick P. Problems in cladistic classification : higher-level relationships in land plants // Aliso. 1997. Vol. 15. N 2. P. 87—104.

Danert S., Fukarek F., Hanelt P. et al. Urania Pflanzenreich. Hohere Pflanzen. Leipzig, 1971. Bd 1. 510 S.

Dawson J. W. The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada // Geol. Surv. Canada. 1871. P. 1—92.

Dollo L. Les lois de l'évolution // Bull. Soc. Belg. géol. 1893. Vol. 7. P. 164—166.

Doweld A. B. On the morphological nature of the cupules of some Upper Devonian / Lower Carboniferous seed plants // Geophytology. 1998. Vol. 26. N 2. P. 1—12.

Eames A. J. Morphology of vascular plants. Lower groups. New York, 1936. 433 p.

Fairon-Demaret M., Scheckler S. E. Typification redescription of *Moresnetia zalesskyi* Stockmans 1948, an early seed plant from the Late Devonian (Famennian) // Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belg. Sci. Terre. 1986. Vol. 57. P. 183—199.

Gensel P. G., Andrews H. N. Plant life in the Devonian. New York, 1984. 380 p.

Kenrick P., Crane P. R. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington, 1997. 441 p.

Kenrick P., Fairon-Demaret M. Archaeopteris roemeriana (Goeppert) sensu Stockmans, 1948 from the Upper Famennian of Belgium: anatomy and leaf polymorphism // Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belg. Sci. Terre. 1991. Vol. 61. P. 179—195.

Knaus M. J. The species of the Early Carboniferous fossil plant genus *Genselia* // Intern. J. Plant Sci. 1995. Vol. 156. N 1. P. 61—92.

Krassilov V. A., Raskatova M. G., Istchenko A. 1987. A new archaeopteridalean plant from the Devonian of Pavlovsk, USSR // Rev. Palaeobot., Palynol. 1987. Vol. 53. N 1-2. P. 163—173.

Lemoigne Y. Critique des notions de Prephanerogames, Progymnospermes et Proangiospermes // Bull. Soc. bot. Fr. 1982. Lettres bot. Vol. 2. P. 101—106.

Long A. G. On the structure of *Callimatotheca kidstonii* Calder (emended) and *Genomosperma latens* gen. et sp. nov. from the Calciferous Sandstone Series of Berwickshire // Trans. Roy Soc. Edinburgh. 1960. Vol. 64. N 2. P. 29—44.

Long A. G. Some specimens of *Lyginorachis papilio* Kidston associated with stem of *Pitys* // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1963. Vol. 65. N 10. P. 211—224.

Matten L. C., Lacey W. S., Lucas R. C. Studies on cupulate seed genus *Hydrasperma* Long from Berwickshire and East Lothian in Scotland and County Kerry in Ireland // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 81. P. 249—273.

Meyer-Berthaud B., Scheckler S. E., Bou Squet J.-L. The development of *Archaeopteris*: new evolutionary characters from the structural analysis of an Early Famennian trunk from SE Morocco // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 3. P. 456—468.

Pettitt J. M., Beck C. B. Archaeosperma arnoldii — a cupulate seed from the Upper Devonian of North America // Contr. Mus. Paleon. Univ. Michigan. 1968. Vol. 22. P. 139—154.

Rothwell G. W. The role of comparative morphology and anatomy in interpreting the systematics of fossil gymnosperms // Bot. Rev. 1985. Vol. 51. N 3. P. 319—327.

Rothwell G. W., Erwin D. M. Origin of seed plants: aneurophyte / seed — fern link elaborated // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 6. P. 970—973.

Rothwell G. W., Scheckler S. E. Biology of ancestral gymnosperms // Origin and evolution of Gymnosperms / Ed by C. B. Beck. New York, 1988. P. 85—134.

Rothwell G. W., Scheckler S. E., Gillespie W. H. Elkinsia gen. nov., a Late Devonian gymnosperm with cupulate ovules // Bot. Gaz. 1989. Vol. 150. N 2. P. 170—189.

Rothwell G. W., Serbet R. Lygnophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis // Syst. bot. 1994. Vol. 19. N 3. P. 443—482.

Rothwell G. W., Wight D. C. Pullaritheca longii gen. nov. and *Kerryia mattenii* gen. et sp. nov., Lower Carboniferous cupules with ovules of the Hydrasperma tenuis-type // Rev. Palaeobot. Palynol. 1989. Vol. 60. N 3-4. P. 295—309.

Rowe N. P. Winged Late Devonian seeds // Nature. 1992. Vol. 359. P. 682.

Saporta G. de, Marion A.-F. L'évolution du Regne végétal. Les Phanerogames. Paris, 1885. Vol. 1. 250 p.

Scheckler S. E. Systematic characters of Devonian ferns // Ann. Missouri Bot. Gard. 1974. Vol. 61. N 3. P. 462—473.

Scheckler S. E. Ontogeny of progymnosperms. 2. Shoots of Upper Devonian *Archaeopteridales* // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. N 24. P. 3136—3170.

Scheckler S. E., Snigirevskaya N. S., Hill S. Endosporic gametophytes of the heterosporous Late Devonian (Frasnian) progymnosperm *Archaeopteris* archetypus (= *A. obtusa*) // Abstr., Amer. J. Bot., Suppl. 1997. Vol. 84. N 6. P. 141.

Schmalhausen J. Ueber Devonische Pflanzen aus dem Donetz-Becken // Mem. Comite geol. 1894. Vol. 8. N 3. P. 1—36.

Snigirevskaya N. S. Early evolution of forest systems (in Late Devonian) // Abstr. Intern. symp. «Ecosystem evolution». Moscow, 1995. P. 87—88.

Snigirevskaya N. S. Gametophyte stage in reproductive cycle of Late Devonian archaeopterids and their taxonomic status // Abstr. XVI Intern. bot. congr. Saint-Louis, USA, 1999. P. 13.

Takhtajan A. The taxa of the higher plants above the rank of order // Taxon. 1964. Vol. 13. N 5. P. 160—164.

Taylor T. N. Paleobotany: an introduction to fossil plant biology. New York, 1981. 589 p.

Taylor T. N. Reproductive biology in early seed plants // Bioscience. 1982. Vol. 32. N 1. P. 23—28.

Taylor T. N., Milley M. A. Pollination biology and reproduction in early plants // Rev. Palaeobot., Palynol. 1979. Vol. 27. N 27. P. 329—355.

Thomas B. A., Spicer R. A. The evolition and palaeobiology of land plants. London, 1987. 309 p.

Trivett M. L. An architectural analysis of *Archaeopteris*, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 11. P. 301—329.

Zalesskij M., Čircova E. Odservations sur deux végétaux nouveaux du dévonien superieur du bassin du Donetz // Bull. Acad. Sci. URSS. Cl. sci. phys-math. 1930. N 10. P. 1009—1016.

Zalessky M. D. Étude sur l' anatomie du *Dadoxylon tchihatcheffi* Goeppert sp. // Com. geol. Mem. Nouv. ser. 1911. N 68. P. 1—29.

Zalessky M. D. Sur deux végétaux nouveaux du devonien superieur // Soc. geol. France Bull. 1937. Ser. 5. T. 7. P. 587—592.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930. 452 S.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart, 1959. 777 S.

Zittel K. Handbuch der Palaeontologie. München, 1890. 958 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 III 2000

SUMMARY

A significant isolation of archaeopterids within the class *Progymnospermopsida* Beck 1960 and division *Polypodiophyta* Takht. 1986 is shown. *Archaeopteridophyta* div. nov. and *Archaeospermatophyta* div. nov. are presented. *Archaeopteriophyta* are considered as a blind phylum in the higher plant evolution which has not been directly related with oldest spermatophytes.

УДК 582. 394 (479)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© Г. Л. Кудряшова

КОНСПЕКТ ВИДОВ ПАПОРОТНИКОВ (*POLYPODIOPHYTA*) КАВКАЗА

G. L. KUDRJASHOVA. A SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN *POLYPODIOPHYTA* SPECIES

Представлен список видов папоротников Кавказа с указанием синонимов, типов и географического распространения в соответствии с принятой для «Конспекта флоры Кавказа» формой.

Ключевые слова: флора Кавказа, папоротники.

Приведен список видов папоротников Кавказа с учетом номенклатурных изменений, с указанием типов и географического распространения. Предлагаемый список составлен на основании материалов Кавказского гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург, LE), а также обширной таксономической и флористической литературы по Кавказу.

Цитация, синонимика, данные о географическом распространении и ссылки на литературные источники даются в соответствии с формой, принятой для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). Виды приводятся в составе 12 семейств согласно системе А. Л. Тахтаджяна (1986), которой мы следуем. В синонимике не указаны многочисленные формы, приведенные почти для всех видов различными авторами, поскольку эти формы отражают размах изменчивости видов, описание которой должно быть включено в диагнозы видов.

Divisio *Polypodiophyta*

Classis 1. *Ophioglossopsida*

1. *Ophioglossaceae* (R. Br.) Agardh

1. *Ophioglossum* L.

1. *O. vulgatum* L. 1753, Sp. Pl. : 1062.

Описан из Европы.

ЗП: 3. Ставр.: ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур. Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ВЗ: Ширв. (Шемахинский р-н); Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум. (Галушко, 1978 : 29); Тер.-Сулак. (Аскеров, Раджи, 1980 : 91); ЗК: Уруп.-Теб.; ВК: В. Сулак. (Галушко, 1978 : 29); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Шекинский р-н) (Аскеров, 1977а : 1024); ЮЗЗ: Араг. (Попова, 1970 : 102); ЮЗ: Занг. (Кафанский р-н) (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 149).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран) Азия.

2. *O. lusitanicum* L. 1753, Sp. Pl. : 1063.

Описан из Европы.

ЗЗ: Абх., Адж.; Т.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Гроссгейм, 1939 : 43; Долуханов, 1964 : 49); ЗЗ: Рион.-Квир. (Гурия) (Аскеров, 1983а : 839).

Атл. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

2. *Botrychium* Sw.

1. *B. lunaria* (L.) Sw. 1800, Journ. Bot. (Götting.), 1802, 2 : 110. — *Osmunda lunaria* L. 1753, Sp. Pl. : 1064.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ВП: Тер.-Сул. (Аскеров, Раджи, 1980 : 91); ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 29); ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978 : 29; Очиаури, 1981 : 31); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Долуханов, 1964 : 50); ЮЗ: Севан. (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 149); Занг., Мегр.-Зан. (Тахтаджян, 1954 : 24; Аскеров, 1977а : 1024; Gabrieljan, Greuter, 1984 : 149); Ю. Караб. (Аскеров, 1977а : 1024); Т (Гроссгейм, 1928 : 19; он же, 1939 : 43; он же, 1949 : 34; Фомин, 1934 : 99; Карягин, 1950 : 44; Аскеров, 1977а : 1024).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Вост. Азия; Африка; Северная и Южная Америка; Австралия.

2. *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. 1859, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 11 : 40. — *Osmunda multifida* S. G. Gmel. 1768, Novi Comment. Acad. Sci. Petrop. 12 : 517, tab. 11, fig. 1.

Описан из Сибири.

Указан для ЗЗ: Адж. (Кедский р-н, близ сел. Намоностреви, гора Косли-Тави) (Хохряков, 1988 : 68).

Европа; Средиз.; Азия; Северная и Южная Америка; Австралия.

3. *B. virginianum* (L.) Sw. 1800, Journ. Bot. (Götting.), 1802, 2 : 111. — *Osmunda virginiana* L. 1753, Sp. Pl. : 1064.

Описан из Северной Америки.

Указан для ВК: Ман.-Самур. (Сергокалинский р-н, с. Мюрего) (Аскеров, 1977б : 1332; он же, 1981 : 87; он же, 1983а : 838; Аскеров, Раджи, 1980 : 91); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Закатальский р-н, окрестности с. Али-Байрамлы, урочище Кемер-Бина) (Аскеров, 1977б : 1332; он же, 1977в : 50).

Европа; Средиз.; Азия; Северная Америка; Австралия (Тасмания и Новая Зеландия).

Classis 2. *Polypodiopsida*

Ordo 1. *Osmundales*

2. *Osmundaceae* Bercht. et J. Presl

1. *Osmunda* L.

1. *O. regalis* L. 1753, Sp. Pl. : 1065.

Описан по материалам из Европы и Северной Америки.

ЗЗ (на приморских низменностях, болотах).

Атл., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция), Южн. Азия; Южн. Африка; Северная, Центр., Южная Америка.

Ordo 2. *Pteridales.*

3. *Pteridaceae* Reichenb.

1. *Pteris* L.

1. *P. cretica* L. 1767, Mantissa : 130.

Описан с о-ва Крит.

ЗЗ; Т.

Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Иран), Южн. Азия; Центр. Африка.

2. *P. vittata* L. 1753, Sp. Pl. : 1074.

Описан из Китая.

ЗЗ: Адж. (натурализовался в Батумском ботаническом саду) (Дмитриева, 1990 : 18).

Указан для ВЗ: Ширв. (Баку) (Аскеров, 1972а : 62; он же, 1977в : 51).

Средиз.; Юго-Зап. (Турция), Юго-Вост. Азия; Центр. Африка.

2. *Pteridium* Gled. ex Scop.

1. *P. aquilinum* (L.) Kuhn, 1879, in Kersten, Reise Ost. Afr. Bot. 3, 3 : 11. — *Pteris aquilina* L. 1753, Sp. Pl. : 1075.

Описан из Европы.

ЗК; ЦК: Малк.; ВК; ЗЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Европа; Средиз.; Азия; Африка; Америка. Повсюду, кроме пустынь, степей и полярных районов.

2. *P. tauricum* V. Krecz. ex Grossh. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 35. — *Allosorus tauricus* C. Presl, 1836, Tent. Pteridogr. : 154, nom. nud. — *Pteris aquilina* L. 1753, Sp. Pl. : 1075, p. p., excl. typo; Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 728; Альбов, 1895, Мат. Фл. Колх. : 270; Липский 1899, Фл. Кавк. : 499. — *Pteris aquilina* var. *transcaucasica* Rupr. 1845, Distr. Cryptog. Vasc. 3 : 46. — *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, 1879, in Kersten, Reise Ost. Afr., Bot. 3, 3 : 11, p. p. excl. typo; Фомин, 1934, Фл. СССР, 4 : 83; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 39; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 19; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. : 48. — *Pteridium aquilinum* f. *lanuginosum* auct. non Hook. 1851: Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 162. — *Pteris lanuginosa* auct. non Bory, 1810: Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 16.

Описан из Талыша (sub *Pteris aquilina* var. *transcaucasica* Rupr.). Тип: «Swant. Drych. Hohenacker» (LE).

ЗК: Бело-Лаб.., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх., Т.

Указан для ВК: В. Сулак. (Аскеров, Раджи, 1980 : 91—92); ЮЗ: Ю. Караб. (Аскеров, 1977а : 1024).

Юго-Вост. Европа (Крым).

В 1939 г. вид *Pteridium tauricum* узаконен ссылкой на описание Рупрехта (*Pteris aquilina* var. *transcaucasica* Rupr.) и типифицирован соответствующим образцом Гогенакера (Бобров, 1974 : 95).

3. *Cryptogramma* R. Br.

1. *C. crispa* (L.) R. Br. ex Hook. 1842, Gen. Fil. : tab. 115в. — *Osmunda crispa* L. 1753, Sp. Pl. : 1067. — *Allosorus crispus* (L.) Bernh. 1806, Journ. Bot. (Götting.), 1, 2 : 36; Boiss. 1884, Fl. Or. : 726; Альбов, 1895, Мат. Фл. Колх. : 270; Липский, 1899, Фл. Кавк. : 499.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 32).

Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Афганистан).

4. *Cheilanthes* Sw.

1. *C. pteridioides* (Reichard) C. Chr. 1905, Ind. Filic. : 178. — *Polypodium pteridioides* Reichard, 1780, in L. f. Syst. Veg. ed. 4 : 424. — *Cheilanthes fragrans* (L. f.) Sw. 1806, Syn. Fil. : 127, 325; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 41; Wendelbo, 1976, Iran. Journ. Bot. : 13. — *C. maderensis* auct. non Lowe, 1838: A. C. Jermy et A. M. Paul, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 12.

Описан из Средиземноморья.

ВК: Ман.-Самур.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Мегр.-Зан.

Указан для ВК: В. Сулак. (Галушко, 1978 : 31); ВЗ: Ширв. (Аскеров, 1972а : 61; он же, 1977а : 1024; он же, 1981 : 89).

Атл., Центр. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан), Ср. Азия.

2. *C. persica* (Bory) Mett. 1868, ex Kuhn, Bot. Zeit. 26 : 233. — *Notholaena persica* Bory, 1833, in Belang., Voy. Indes Orient., Bot. 2 : 23. — *Cheilanthes szovitsii* Fisch. et Mey. 1833, in Hohen. Enum. Elisabethpol. : 260, nom. nud.; eidem, 1838, in Hohen.

Enum. Talysch : 241, descr. superfl.; Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 726; Липский, 1899, Фл. Кавк. : 499.

Описан из Ирана: «sur les rochers des montagnes entre Halamdart et Marinte, dans l'Irak-Adjem en Perse».

ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ВК: В. Сулак. (Гумбетовский р-н) (Аскеров, Раджи, 1980 : 91); ЮЗЗ: Месх. (Долуханов, 1964 : 47); ЮЗ: Ерев. (Тахтаджян 1954 : 27; Gabrieljan, Greuter, 1984 : 152); Т (Аскеров, 1972а : 62; Аскеров, Бобров, 1972б : 1412; Гаджиев и др., 1979 : 19).

Юго-Вост. (Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Южн. Азия.

5. *Notholaena* R. Br.

1. *N. marantae* (L.) Desv. 1813, Journ. Bot. Appl. (Paris), 1 : 92. — *Acrostichum marantae* L. 1753, Sp. Pl. : 1071. — *Cheilanthes marantae* (L.) Domin, 1915, Biblioth. Bot. (Stuttgart), 20 : 133; Taxt. 1954, Фл. Арм. 1 : 27; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 45; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 20; Wendelbo, 1976, Iran. Journ. Bot. 11 : 12; Колак. 1980. Фл. Абх. изд. 2, 1 : 49; Gabrieljan, Greuter, 1984, Willdenowia, 14 : 152.

Описан из Южной Европы.

ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Шемахинский р-н), Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх. (Ахалцихский р-н); ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ЗК: Уруп-Теб. (Танфильев, Кононов, 1987 : 9, sub *Cheilanthes marantae*), В. Куб. (Галушко, 1978 : 32; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВК: Ассо-Арг. (Сахокия, Хуцишвили, 1974 : 36; Галушко, 1978 : 32; Очиаури, 1981 : 31); Т (Аскеров, Бобров, 1972б : 1413; Аскеров, 1981 : 89).

Атл., Южн., Юго-Вост. (Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Южн. Азия.

6. *Anogramma* Link

1. *A. leptophylla* (L.) Link, 1841, Fil. Sp. : 137. — *Polypodium leptophyllum* L. 1753, Sp. Pl. : 1092. — *Gymnogramma leptophylla* (L.) Desv. 1811, Berl. Mag. 5 : 305; Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 721; Альбов, 1895, Мат. Фл. Колх. : 268; Липский, 1899, Фл. Кавк. : 498.

Описан из Европы.

Т.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Гроссгейм, 1928 : 14; Долуханов, 1964 : 46), Адж. (Гроссгейм, 1939 : 32; он же, 1949 : 32; Дмитриева, 1960 : 18; она же, 1990 : 17; Долуханов, 1964 : 46); ВЗ: Ширв. (Апшерон, ст. Пута — Гроссгейм, 1949 : 32; Апшерон, гора Кергез — Аскеров, 1977в : 51; он же, 1981 : 88).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. (Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Южн. (Индия), Азия; Вост., Центр., Южн. Африка; Центр., Южная Америка, Австралия.

4. *Adiantaceae* (C. Presl) R. C. Ching

1. *Adiantum* L.

1. *A. capillus-veneris* L. 1753, Sp. Pl. : 1096.

Описан из Южной Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Занг. (Горис, долина р. Воротан); Т.

Указан для ЦК: В. Тер. (Галушко, 1978 : 31); ВЗ: Ширв. (Аскеров, 1977а : 1024; он же, 1981 : 86); ЮЗ: Ерев., Дар., Мегр.-Зан. (Тахтаджян, 1954 : 28; Gabrieljan, greuter, 1984 : 149).

Атл., Южн., Юго-Вост. (Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия; Центр. Африка; Северная Америка.

2. *A. raddianum* C. Presl, 1836, Tent. Pteridogr. : 158; R. Akeroud a. A. M. Paul, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 13. — *A. cuneatum* Langsd. et Fisch. 1810, Ic. Fil. : 23, tab. 26; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 18.

Описан из Южной Америки.

ЗЗ: Адж. (натурализовался в окрестностях Батумского ботанического сада) (Дмитриева, 1990 : 18).

Южная Америка (Бразилия, Аргентина, Перу).

Ordo 3. *Marsileales*

5. *Marsileaceae* Mirb.

1. *Marsilea* L.

1. *M. quadrifolia* L. 1753, Sp. Pl. : 1099.

Описан из Франции.

ВП: Тер.-Сул.; ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Адж.; ВЗ: Ширв.; Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум. (Галушко, 1978 : 39); ВЗ: Н. Кур. (Карягин, 1950 : 42—43; Аскеров, 1977а : 1029).

Атл., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Иран), Южн., Юго-Вост. Азия; Африка; Северная Америка; Австралия.

2. *M. strigosa* Willd. 1810, Sp. Pl. 5, 1 : 539.

Описан с юга России («Prope Sareptam»).

Указан для Т (Гроссгейм, 1928 : 18; он же, 1949 : 33; Фомин, 1934 : 91; Карягин, 1950 : 43; Аскеров, 1977а : 1029; он же, 1983а : 839).

Вост. Европа; Средиз.; Ср. Азия.

Ordo 4. *Polypodiales*

6. *Polypodiaceae* Bercht. et J. Presl

1. *Polypodium* L.

1. *P. vulgare* L. 1753, Sp. Pl. : 1085. — *P. vulgare* L. subsp. *issaevii* A. Askerov et A. Bobr. 1972, Бот. журн. 57, 10 : 1300.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Н. Кур., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Севан., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Вост. Азия; Северная Америка.

2. *P. australe* Fée, 1852, Mem. Fam. Foug. (Gen. Fil.) 5 : 236. — *P. serratum* (Willd.) Saut. 1882, in Kerner, Sched. Fl. Exs. Austro-Hung. 2 : 150, non Aubl. 1775; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1 : 171; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 85; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 17 (ut *P. biserratum*); он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 36; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 33; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 39; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 19; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 20, cum auct. comb. Futó, 1905. — *P. cambricum* L. subsp. *australe* (Fée) Greuter et Burdet, 1981,

Willdenowia, 11 : 24. — *P. cambricum* auct. non L.: Akeroud J. R. a. A. C. Jermy, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 15.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.

Атл., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

3. *P. interjectum* Shivas, 1961, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 58 : 28.

Описан из Европы (Шотландия).

Указан для Кавказа: «...в сообществе с другими видами многоножки [*Polypodium*]» (Аскеров, 1977а : 1029).

Атл., Центр., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

Ordo 5. *Hymenophyllales*

7. *Hymenophyllaceae* Link

1. *Hymenophyllum* Smith

1. *H. tunbrigense* (L.) Smith, 1794, in Sowerby, Engl. Bot. 3 : tab. 162. — *Trichomanes tunbrigense* L. 1753, Sp. Pl. : 1098.

Описан из Англии, Италии.

ЗЗ: Адж. (на высоте 150—900 м над ур. м., на влажных местах).

Атл., Центр., Юго-Вост. Европа; Средиз; Юго-Зап. Азия (Турция); Южн., Центр. Африка; Центр., Южная Америка.

Ordo 6. *Aspidiales*

8. *Thelypteridaceae* Pichi-Sermolli

1. *Thelypteris* Schmidel

1. *T. palustris* Schott, 1834, Gen. Fil. : tab. 10. — *Acrostichum thelypteris* L. 1753, Sp. Pl. : 1071. — *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray, 1848, Man. Bot. North. U. S. : 630; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 34; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 33; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 5; он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 12; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 18; Рзазаде, 1950, Фл. Азерб. 1 : 22; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 12.

Описан из Европы.

ЗП: Аз.-Куб. (Темрюк); ВП: Тер.-Сул. (Кизляр); ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЮЗ: Дар.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВП: В. Ставр. (Кума), Тер.-Кум. (оз. Киссык); ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978 : 35); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Долуханов, Микеладзе, 1971 : 89; Аскеров, 1983а : 840); ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек. (Куткашенский р-н), Мург.-Муровд. (г. Кяпаз), Караб. (Агдамский р-н) (Аскеров, 1977а : 1025; он же, 1981 : 89).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия; Северная Америка.

2. *Oreopteris* Holub

1. *O. limbosperma* (All.) Holub, 1969, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 4 : 48; Аскеров, 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 39 : 5. — *Polypodium limbospermum* All. 1789, Auct. Fl. Pedem. : 49. — *P. oreopteris* Ehrh. 1789, Beitr. Naturk. 4 : 44. — *Dryopteris oreopteris* (Ehrh.) Maxon, 1901, Proc. U. S. Nat. Mus. 23 : 638; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 35; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 34; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 :

5; он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 12; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 18; Рзазаде, 1950, Фл. Азерб. 1 : 22; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 12. — *Thelypteris oreopteris* (Ehrh.) Sloss. 1918, in Rydberg, Fl. Rocky Mount. : 1043, Тахт. 1954, Фл. Арм. 1 : 49; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 40; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 18; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 10. — *T. limbosperma* (All.) Fuchs, 1959, Amer. Fern. Journ. 48, 4 : 144; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 47; Долуханов, Микеладзе, 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1 : 90; Wendelbo, 1976, Iran. Journ. Bot. 1 : 14; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1 : 50. — *Dryopteris limbosperma* (All.) Becherer, 1959, Jahresb. Naturf. Ges. Graubund. 88 : 6—7; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 35.

Описан из Европы.

ЗК: Уруп-Теб.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб. (Галушко, 1978 : 35, sub *Dryopteris limbosperma*; Танфильев, Кононов, 1987 : 9, sub *Dryopteris oreopteris*); ЗЗ: Рион.-Квир. (Долуханов, 1964 : 40, sub *Thelypteris oreopteris*).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран) Азия; Северная Америка.

3. *Phegopteris* (C. Presl) Fée

1. *P. connectilis* (Michx.) Watt, 1867, Canad. Nat. Quart. Journ. Sci. 2, 3 : 159. — *Polypodium phegopteris* L. 1753, Sp. Pl. : 1089. — *P. connectile* Michx. 1803, Fl. Bor.-Amer. 2 : 271. — *Phegopteris polypodioides* Fée, 1852, Mem. Fam. Foug. (Gen. Fil.) 5 : 243, non Metten, 1889; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1 : 49; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 41; Долуханов, Микеладзе, 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1 : 92; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 10 — *Dryopteris phegopteris* (L.) C. Chr. 1906, Index Filic. 5 : 284; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 72; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 44; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 5; он же, 1939; Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 20; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 23; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 11. — *Thelypteris phegopteris* (L.) Sloss. 1918, in Rydberg, Fl. Rocky Mount. : 1043; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 47; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 17; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1 : 50.

Описан из Северной Америки (Канада).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 34), В. Куб. (Галушко, 1978 : 34; Танфильев, Кононов, 1987 : 9, sub. *Thelypteris phegopteris*); ВК: Ман.-Самур. (Галушко, 1978 : 34); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Аскеров, 1984а : 80); ЮЗЗ: Араг. (Тахтаджян, 1954 : 50, sub *Phegopteris polypodioides*).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция), Ср., Центр., Вост. Азия; Северная Америка.

9. *Aspleniaceae* Newm.

1. *Asplenium* L.

1. *A. septentrionale* (L.) Hoffm. 1795, Deutschl. Fl. Crypt. 2 : 12. — *Acrostichum septentrionale* L. 1753, Sp. Pl. : 1068. — *Asplenium septentrionale* subsp. *caucasicum* Fr.-Jenk. et Lovis, 1980, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 38, 2 : 279.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак. Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 38).

Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Южн., Вост. Азия; Северная Америка.

Для ВК: В. Сулак. указан гибрид *A.* × *murbeckii* Dorfl. 1875, Österr. Bot. Zeitschr. 45 : 223 (*A. septentrionale* × *A. ruta-muraria*) (Аскеров, 1977а : 1029).

2. *A. viride* Huds. 1762, Fl. Angl. : 385. — *A. trichomanes-ramosum* auct. non L.: Viane R., Jermy A. C. a. Lovis J. D. 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 21.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Севан., Мегр.-Зан.

Указан для ЗК: В. Куб. (Галушко, 1978 : 38; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВЗ: Караб. (Аскеров, 1977а : 1026; он же, 1981 : 87).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Вост. Азия; Северная Америка.

Описание *A. trichomanes-ramosum* Линнея соответствует виду с дважды перистыми листьями, близкому *A. ruta-muraria*, с которым он и помещен в одну группу родства. *A. viride* Huds. — вид с однажды перистыми листьями, близкий к *A. trichomanes*, от которого он отличается главным образом зеленым черешком. В понимании Hudson вид принимался и принимается всеми авторами.

3. *A. trichomanes* L. 1753, Sp. Pl. : 1080. — *A. trichomanes* L. subsp. *quadrivalens* D. E. Meyer, 1962, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 74 : 456, emend. Lovis, 1964, Brit. Fern. Gaz. 9 : 152.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Н.-Кур., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ВЗ: Ширв. (Апшерон) (Аскеров, 1977а : 1026).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран); Северная, Южная Америка.

4. *A. ruta-muraria* L. 1753, Sp. Pl. : 1081.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Мегр.-Зан.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 38); ВЗ: Ширв. (Апшерон) (Аскеров, 1977а : 1026), Т (Аскеров, 1972а : 61; он же, 1977а : 1026; Аскеров, Бобров, 1972б : 1414).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Вост. Азия; Северная Америка.

5. *A. hermanni-christii* Fomin, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 229.

Описан из Абхазии. Тип: «На стенах развалин выше сел. Калдахвара. 500′ са., 26 VII [19]05, Ю. Воронов» (TBI).

Указан для ЗЗ: Абх. (выше с. Калдахвара, ныне с. Бзыбь) (Колаковский, Аскеров, 1981 : 409; Аскеров, 1983а : 836).

Эндемик.

6. *A. daghestanicum* Christ, 1906, Вестн. Тифл. бот. сада, 6 : 24—25.

Описан из Восточного Кавказа. Тип: «Hab. in Caucasi prov. Daghestania, distr. Kurinskij. Prope pagum Kuraeg, ad rupes. 21 V 1902, Th. Alexeenko et G. Woronow, N 450» (Herb. Dr. Christ, BAS.).

Указан для ВК: Ман.-Самур. (Дагестан, Агульский р-н) (Аскеров, 1984б : 38—41).

Эндемик.

7. *A. woronowii* Christ, 1906, Вестн. Тифл. бот. сада, 6 : 25. — *A. pseudolanceolatum* Fomin, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12 : 10; он же, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 137; он же, 1934 Фл. СССР, 1 : 69; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 12; он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 27; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 31; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 34; он же, 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1 : 36; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 16; она же, 1990, цит. соч., изд. 2, 1 : 16; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 45; Долуханов, Микеладзе, 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1 : 106.

Описан из Абхазии. Тип: «Abchasia. In convalle ad pedem S. montis Arbika in rupestribus calcareis. 7500′ca 11 VIII 1905, N 16, G. Woronow» (BAS, iso-TBI).

ЗК: Бело-Лаб. (Кавказский заповедник, г. Аутль), Уруп-Теб. (Преградненский р-н, верховья р. Загеданки); ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Занг. (Кафанский р-н).

Указан для ВЗ: Мург.-Муровд. (Иджеванский р-н) (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 151).

Юго-Зап. Азия (Турция).

8. *A. adiantum-nigrum* L. 1753, Sp. Pl. : 1081. — *A. nigrum* Heufler, 1856, Verh. Zool-Bot. Ges. Wien, 6 : 310; Гроссг. 1939, Фл. Кавк. изд. 2, 1 : 31; Исаев, 1950, Фл. Азерб. 1 : 35; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 19.

Описан из Южной Европы.

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман-Самур., Кубин.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗК: В. Куб. (Галушко, 1978 : 38; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 38).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост., Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран), Ср., Центр., Вост. Азия; Африка.

2. *Ceterach* Willd.

1. *C. officinarum* Willd. 1804, Anleit. Selbststud. Bot. : 578. — *Asplenium ceterach* L. 1753, Sp. Pl. : 1080; Gabrieljan, Greuter, 1984, Willdenowia, 14 : 149.

Описан из Франции.

ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб. (Галушко, 1978 : 39); ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 39; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВК: Ассо-Арг. (Аскеров, 1977а : 1026; Очиаури, 1981 : 30); ВЗ: Ширв. (Апшерон) (Аскеров, 1977а : 1026); ЮЗ: Севан. (Тахтаджян, 1954 : 69; Gabrieljan, Greuter, 1984 : 149, sub *Asplenium ceterach*).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. (Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Вост., Южн. Азия.

3. *Phyllitis* Hill.

1. *P. scolopendrium* (L.) Newm. 1844, Hist. Brit. Ferns, ed. 2 : 10. — *Asplenium scolopendrium* L. 1753, Sp. Pl. : 1079; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1 : 57; Gabrieljan, Greuter, 1984, Willdenowia, 14 : 150.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв. (Апшерон), Иорск.-Шек., Н. Кур. (Геокчайский р-н), Мург.-Муровд., Караб. (окрестности г. Шуши); ЮЗ: Севан., Занг.; Т.

Указан для ЦЗ: Лори (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 150, sub *Asplenium scolopendrium*); ЮЗ: Ю. Караб. (Аскеров, 1977а : 1026).

Атл., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Вост. Азия; Северная Америка.

10. *Aspidiaceae* Mett. ex Frank

1. *Matteuccia* Tod.

1. *M. struthiopteris* (L.) Tod. 1866, Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo, 1 : 235. — *Osmunda struthiopteris* L. 1753, Sp. Pl. : 1066. — *Struthiopteris filicastrum* All. 1785, Fl. Pedem. 2 : 283; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 29; Исаев, 1950, Фл. Азерб. 1 : 19; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 11; она же, 1990, цит. соч., изд. 2, 1 : 9.

Описан из Швеции.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх. (Ахалцихский р-н); Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 34); ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 34; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВК: Ассо-Арг. (Аскеров, 1977а : 1027; Галушко, 1978 : 34); ВЗ: Мург.-Муровд (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 154).

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Вост. Азия.

2. *Onoclea* L.

1. *O. sensibilis* L. 1753, Sp. Pl. : 1062.

Описан из Северной Америки.

ЗЗ: Адж (натурализовался в Батумском ботаническом саду) (Дмитриева, 1990 : 9).

Вост., Юго-Вост. Азия; Северная Америка.

3. *Woodsia* R. Br.

1. *W. fragilis* (Trev.) Moore, 1857, Ind. Fil. : 101. — *Dicksonia fragilis* Trev. 1816, Ges. Nat. Freunde Berlin Mag. 7 : 155. — *Hymenocystis caucasica* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. : 229. — *H. fragilis* (Trev.) A. Askerov, 1986, Изв. АН Азерб. ССР, сер. биол. наук, 3 : 52—55.

Описан с Кавказа: «Incolit terras mari, Caspio adjacentes».

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Эндемик.

2. *W. ilvensis* (L.) R. Br. 1810, Prodr. Fl. Nov. Holl. 1 : 158, pl. 7; id. 1815, Trans. Linn. Soc. London (Bot.), 11 : 173. — *Acrostichum ilvense* L. 1753, Sp. Pl. : 1071.

Описан из Европы.

ЦК: В. Кум. (окр. Кисловодска), Малк. (верховья рек Чегем, Харбаз).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Ср., Центр., Вост. Азия; Северная Америка.

3. *W. alpina* (Bolt.) S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 17. — *Acrostichum alpinum* Bolt. 1790, Fil. Brit. 2 : 76.

Описан из Англии.

ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Занг.; Т.

Указан для ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 33; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЮЗ: Ю. Караб. (Джебраильский р-н) (Аскеров, 1977а : 1026; он же, 1981 : 89).

Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Вост. Азия; Северная Америка.

4. *W. glabella* R. Br. 1823, ex Richards., Bot. App. to Franklin, Narr. Journ. : 754. — *W. pulchella* auct. non Bertol. 1858 : Аскеров, 1977, Бот. журн. 62, 7 : 1026—1027.

Описан из Канады.

ЦК: В. Кум. (окрестности Кисловодска), Малк. (Балкария: верховья рек Черек, Чегем), В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Эрманское ущелье); ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.

Указан для ЗК: Уруп-Теб., В. Куб. (Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЮЗ: Ю. Караб. (Аскеров, 1977а : 1026, sub *W. pulchella*).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Ср., Центр., Вост. Азия; Северная Америка.

4. *Athyrium* Roth

1. *A. filix-femina* (L.) Roth, 1799, Tent. Fl. Germ. 3, 1 : 65. — *Polypodium filix-femina* L. 1753, Sp. Pl. : 1090. — *Asplenium filix-femina* (L.) Bernh. 1806, Journ. Bot. (Götting.) 1, 2 : 26.

Описан из Европы.

ЗК; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Галушко, 1978 : 37; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан. (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 152).

Европа; Средиз.; Сев., Ср., Юго-Зап. (Турция, Иран), Центр., Вост., Юго-Вост. Азия; Северная Америка.

2. *A. distentifolium* Tausch ex Opiz, 1820, Tent. Fl. Crypt. Boem. 2, 1 : 14. — *A. alpestre* (Hoppe) Opiz, 1823, Boem. Phan. Cryptogr., Gew. : 116, non Clavir. 1811; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 107; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 57; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 10; он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 24; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 28; Рзазаде, 1950, Фл. Азерб. 1 : 30; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1 : 53; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 15; она же, 1990, цит. соч., изд. 2, 1 : 15; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 43; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 19.

Описан из Европы.

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.

Указан для ЦК: В. Тер. (Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 34; Галушко, 1978 : 37); ВК: Ман.-Самур. (Аскеров, 1977а : 1026); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Аскеров, 1982б : 23).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция), Вост. Азия; Северная Америка.

5. *Cystopteris* Bernh.

1. *C. fragilis* (L.) Bernh. 1805, Journ. Bot. (Götting.), 1, 2 : 27. — *Polypodium fragile* L. 1753, Sp. Pl. : 1091. — *Cystopteris filix-fragilis* (L.) Borb. 1900, Balat. Trav. Part. : 314, nom. superfl.; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 8; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 28; Исаев, 1950, Фл. Азерб. 1 : 19; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 5; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 37. — *C. antriscifolia* Fomin, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 15. — *C. emarginato-denticulata* Fomin, 1911, цит. соч. : 19.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Вост., Юго-Вост., Южн. Азия; Сев. Африка; Северная и Южная Америка; Австралия.

2. *C. dickieana* R. Sim, 1848, Gard. Farm. Journ., ser. 2, 2 : 308; Gabrieljan, Greuter, 1984, Willdenowia, 14 : 152.

Описан из Англии.

Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Сев., Дар., Занг., Мегр.-Зан., редко, среди затененных скал (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 152).

Указание сомнительно, более вероятным кажется, что речь идет о формах *Cystopteris fragilis*, обитающих в тенистых местах.

Атл., Сев., Вост. Европа; Сев., Ср., Вост. Азия; Северная Америка.

3. *C. regia* (L.) Desv. 1827, Mem. Soc. Linn. Paris, 6 : 264. — *Polypodium regium* L. 1753, Sp. Pl. : 1091.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк. (Безенгийское ущелье); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Эрманское ущелье); ЗЗ: Туап.-Адл. (гора Ачишхо), Абх. (Гагрский массив, Бзыбский хребет), Инг.-Рион. (плато Асхи); ЮЗЗ: Араг. (Арагац, 3600 м над ур. м.).

Указан для ВК (Гроссгейм, 1939 : 8—9).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

4. *C. montana* (Lam.) Desv. 1827, Mém. Soc. Linn. Paris, 6 : 264. — *Polypodium montanum* Lam. 1778, Fl. Fr. 1 : 23. — *Rhizomatopteris montana* (Lam.) Khohkr. 1985, Фл. Магадан. обл. : 347, 23.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб. (Кавказский заповедник); ЦК: Малк. (верховья рек Черека Безенгийского и Черека Балкарского); ЗЗ: Абх. (Бзыбский и Гагрский хребты); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб. (Галушко, 1978 : 34; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978 : 34); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Долуханов, 1964 : 37; Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985 : 47).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Центр., Южн., Вост., Юго-Вост. Азия; Северная Америка.

5. *C. sudetica* A. Br. et Milde, 1855, Jahresb. Schles. Ges. Vaterl. Kult. 33 : 92. — *Rhizomatopteris sudetica* (A. Br. et Milde) Khokhr. 1985, Фл. Магадан. обл. : 347, 23.

Описан из Средней Европы.

ЗК: Бело-Лаб. (верховья р. Бакан), Уруп-Теб. (Верховья рек Уруп и Теберда); ЦК: Малк. (верховья р. Чегем).

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб. (Галушко, 1978 : 34; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978 : 34); ЗЗ: Инг.-Рион. (Долуханов, 1964 : 37; Долуханов, Микеладзе, 1971 : 57—58).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Вост., Юго-Вост. Азия.

6. *Gymnocarpium* Newm.

1. *G. dryopteris* (L.) Newm. 1851, Phytologist, 4 : 371; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 41. — *Polypodium dryopteris* L. 1753, Sp. Pl. : 1095. — *Dryopteris linneana* C. Chr. 1906, Ind. Filic. : 275; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 68; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 43; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 22. — *D. pulchella* Hayek, 1908, Fl. Steierm. 1 : 39; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 5 — *Thelypteris dryopteris* (L.) Slosson, 1917, in Rydberg, Fl. Rocky Mount. : 1044; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 46. — *Dryopteris pumila* (Gilib.) V. Krecz. 1939, nom. invalid. в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 19; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 11.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 34; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВК: Ман.-Самур. (Галушко, 1978 : 34; Аскеров, Раджи, 1980 : 92).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция), Ср., Центр., Вост., Южн. Азия; Северная Америка.

2. *G. robertianum* (Hoffm.) Newm. 1851, Phytologist, 4, 1 : 371; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 41. — *Polypodium robertianum* Hoffm. 1796, Deutschl. Fl. 2 (App.) : 10. — *Phegopteris robertianum* (Hoffm.) A. Br. ex Aschers. 1859, Fl. Prov. Brandenb. 2 : 198. — *Dryopteris robertiana* (Hoffm.) C. Chr. 1905, Ind. Filic. : 289; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 70; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 44; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 5; он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 19; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 23; Рзазаде, 1950, Фл. Азерб. 1 : 26.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб. (Галушко, 1978 : 34; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур., Кубин. (Аскеров, 1977а : 1029; он же, 1981 : 87; Галушко, 1978 : 34).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев. Азия; Северная Америка.

7. *Polystichum* Roth emend. Schott

1. *P. lonchitis* (L.) Roth, 1799, Tent. Fl. Germ. 3, 1 : 71. — *Polypodium lonchitis* L. 1753, Sp. Pl. : 1088.

Описан из Швейцарии.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 26; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВК: Ман.-Самур. (Аскеров, 1977а : 1027; Аскеров, Раджи, 1980 : 93); ВЗ: Мург.-Муровд. (Аскеров, 1977а : 1027); ЮЗ: Занг. (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 155).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция), Ср., Центр., Вост., Южн. Азия; Северная Америка.

2. *P. aculeatum* (L.) Roth, 1799, Tent. Fl. Germ. 3, 1 : 79. — *Polypodium aculeatum* L. 1753, Sp. Pl. : 1090. — *P. lobatum* Huds. 1763, Fl. Angl. : 390. — *Polystichum lobatum* (Huds.) Bast. 1809, Ess. Fl. Maine Loire : 367; C. Presl, 1836, Tent. Pteridogr. : 83, emend.; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 79; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 48; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 9; он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 22; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 27; Исаев, 1950, Фл. Азерб. 1 : 28; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1 : 39; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 14; она же, 1990, цит. соч., изд. 2, 1 : 14; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 42; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 18.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ВК: Ассо.-Арг., В. Сул. (Галушко, 1978 : 36); ВЗ: Ширв. (Апшерон) (Аскеров, 1977а : 1027); ЮЗ: Занг. (Тахтаджян, 1954 : 39; Gabrieljan, Greuter, 1984 : 155).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия; Центр. Африка.

Приводятся следующие гибриды *P. aculeatum* с кавказскими видами рода *Polystichum*.

P. × *illiricum* (Borb.) Hahne, 1904, Allg. Bot. Zeitschr. 10 : 103 (*P. lonchitis* × *P. aculeatum*). Указан для ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; Т (Аскеров, 1972б : 32; он же, 1977а : 1027).

P. × *bicknellii* (Christ.) Hahne, 1904, Allg. Bot. Zeitschr. 10 : 103 (*P. aculeatum* (=*P. lobatum*) × *P. setiferum* (=*P. angulare*)). Указан для ВК: В. Сулак., Ман.-Самур. (Аскеров, 1977а : 1027); ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Лори; Т (Аскеров, 1972б : 32).

3. *P. kadyrovii* A. Askerov et A. Bobr. 1972, Бот. журн. 57, 10 : 1297.

Описан из Талыша. Тип: «Talysh, Lenkoran, ad austrem a silva Khanbulani, 8 VI 1970, A. Askerov» (BAK).

Указан для Т (Аскеров, Бобров, 1972а : 1297).

Эндемик.

4. *P. setiferum* (Forsk.) Moore ex Woynar, 1913, Mitt. Naturw. Ver. Steierm. 49 : 181. — *Polypodium setiferum* Forsk. 1775, Fl. Aegypt.-Arab. : 185. — *Aspidium angulare* Kit. ex Willd. 1810, Sp. Pl. ed. 5, 1 : 257. — *Polystichum angulare* (Kit. ex Willd.) C. Presl, 1836, Tent. Pteridogr. : 83; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 89; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 47; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 9; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 24.

Описан из Турции («Ad Dardanellos, Forskål»).

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр. (ст. Темнолесская) (Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ЗЗ: Инг.-Рион. (Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985 : 47); ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Ю. Караб. (Гадрутский р-н) (Аскеров, 1977а : 1027).

Сев., Центр., Юго-Вост. (Керчь) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция); Центр. Африка.

5. *P. braunii* (Spenn.) Fée, 1852, Mém. Fam. Foug. (Gen. Fil.) 5 : 278. — *Aspidium braunii* Spenn. 1825, Fl. Friburg. 1 : 9, tab. 2.

Описан из Европы (Германия).

ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.

Указан для ЗП: З. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 37); Бело-Лаб. (Семагина, 1999 : 8); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Аскеров, 1977в : 52); Т (Аскеров, 1977а : 1028).

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Вост. Азия; Северная Америка.

Приводятся следующие гибриды *P. braunii* с кавказскими видами рода.

P. × *wirtgenii* Hahne, 1904, Allg. Bot. Zeitschr. 10 : 103 (*P. braunii* × *P. setiferum*). Указан для ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; Т (Аскеров, 1972б : 32; он же, 1977а : 1028).

P. × *safarovii* A. Askerov et A. Bobr. 1972, Бот. журн. 57, 10 : 1298 (*P. braunii* × *P. woronowii*). Указан для Т (Аскеров, Бобров, 1972а: 1298).

P. × *luerssenii* (Christ) Hahne, 1904, Allg. Bot. Zeitschr. 10 : 103 (*P. braunii* × *P. aculeatum*). Указан для ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; Т (Аскеров, 1977а : 1028); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.; Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; Т (Аскеров, 1972б : 32).

6. *P. woronowii* Fomin, 1911, Вестн. Тифл. бот. сада, 18 : 21.

Описан по материалам из Абхазии, Аджарии и Талыша («Habitat in Abchasia prov. Suchum, prope Zebelda... . ...X [19]09... . G. Woronow! Prov. Batum, fauces Bechlevan in sylvis umbrosis... 16 VIII 1910, spor. G. Woronow! Prov. Batum, Adsharia inferior... 24 VI 1910, G. Woronow! Talysch, prope Lenkoran, ... Hohenacker; Talysch, fauces flum. Astara... 23 XII [19]09, A. Schelkownikow et A. Kaznakow!»). Лектотип (Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 47): «Abchasia prov. Suchum, prope Zebelda, fouces Pezkiz, X [19]09 spor. et ster. G. Woronow (IBI); синтип «Lenkoran et in montibus p. Astara, Hohenacker, 1836» (LE!).

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; Т.

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Приводятся следующие гибриды *P. woronowii* с кавказскими видами рода *Polystichum.*

P. × fominii A. Askerov et A. Bobr. 1972, Бот. журн. 57, 10 : 1298 (*P. woronowii × P. aculeatum*). Указан для Т (Аскеров, Бобров, 1972а : 1298; Аскеров, 1977а : 1028).

P. × dmitrieviae A. Askerov, 1983, Докл. АН АзССР, 39, 3 : 61 (*P. woronowii × P. setiferum*). Указан для ЗЗ: Адж. (Аскеров, 1983б : 61).

8. *Cyrtomium* C. Presl

1. *C. falcatum* (L. f.) C. Presl, 1836, Tent. Pteridogr. : 86. — *Polypodium falcatum* L. f. 1781, Suppl. : 446.

Описан из Восточной Азии.

ЗЗ: Адж. (натурализовался в Батумском ботаническом саду и окрестностях) (Дмитриева, 1990 : 14).

Вост., Южн., Юго-Вост. Азия; Южн. Африка.

9. *Dryopteris* Adans. s. str.

1. *D. liliana* Golits. 1933, Feddes Repert. 31 : 388. — *D. aemula* subsp. *liliana* (Golits.) A. Askerov, 1982, Докл. АН АзССР, 38, 9 : 60; Аскеров, 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 39 : 6.

Описан из юго-западного Закавказья: «Hab. in fissuris montium humidis silvis umbrosis regionis inferioris Transcaucasiae austro-occidentalis».

ЗЗ: Адж.

Юго-Зап. Азия (Турция, Лазистан).

2. *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray, 1848, Man. Bot. North. U. S. : 631; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 61; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 8; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 59; Колак. 1980, Фл. Абх. изд. 2, 1 : 30. — *Polypodium dilatatum* Hoffm. 1796, Deutschl. Fl. 2 : 7. — *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. 1915, Vierteljahr. Naturf. Ges. Zürich, 60 : 339; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 41; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 21; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 15; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 14; она же, 1990, цит. соч. изд. 2, 1 : 12; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 40; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 17; Долуханов, Микеладзе, 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1 : 80. — *D. assimilis* auct. non Walker, 1961: Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 35. — *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston, 1954, Brit. Fl. : 15; Галушко, 1978, цит. соч. : 35. — *D. expansa* auct. non (C. Presl) Fr.-Jenk. et Jermy, 1977: Аскеров, 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 39 : 6.

Описан из Центральной Европы.

ЗК; ЦК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.

Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич. (Долуханов, 1964 : 40; Долуханов, Микеладзе, 1971 : 82, sub *D. austriaca*; Аскеров, 1982б : 21, sub *D. assimilis*; Т (Астаринский р-н) (Аскеров, 1981 : 86).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция), Вост. Азия; Северная Америка.

Приводится следующий гибрид *D. dilatata* с кавказским видом рода *Dryopteris*.

D. × deweveri (Jansen) Jansen et Wachter, 1934, in Heukels, Geill. Schoolfl. Nederl. 11 Aufl. : 93 (*D. dilatata* (=*D. austriaca*) × *D. carthusiana*). Указан для Кавказа (Аскеров, 1983в : 7).

3. *D. alexeenkoana* Fomin, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 67.

Описан из Абхазии. Лектотип: «Abchazia. Tzebelda. Faucis Petzkir in sylva umbrosa, 25 IX 1910, G. Woronow» (LE!).

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.

Эндемик.

В гербарии этот вид очень трудно отличить от близкого *D. dilatata*, однако все исследователи, наблюдавшие *D. alexeenkoana* в природе, отмечают характерные для него признаки, присущие живым растениям: выпуклые сегменты листьев и особый запах.

4. *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, 1959, Bull. Soc. Bot. Fr. 105 : 339. — *Polypodium carthusianum* Vill. 1786, Hist. Pl. Dauph. 1 : 292. — *P. spinulosum* O. F. Müll. 1767, Fl. Fridrichsd. : 193, non Burm. f. 1768. — *Dryopteris spinulosa* (Sw.) Watt, 1869, Canad. Naturalist. (Geol.), N. S., 3, 2 : 159; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 40; Гроссг. 1939. Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 15; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 30; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 21; Рзазаде, 1950, Фл. Азерб. 1 : 26; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1 : 40; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 14; она же, 1990, цит. соч., изд. 2, 1 : 13; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 39; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 17, ut *D. spinulosa* (O. F. Müll.) Kuntze, 1891; — *D. euspinulosa* (Diels) Fomin, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 59; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 8. — *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston, 1954, Brit. Fl. : 15; Микеладзе, 1967, Тр. Тбил. бот. ин-та, 25, 1 : 43.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 35); ЦК: В. Кум. (Галушко, 1978 : 35; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВК: Ассо-Арг., В. Сулак. (Галушко, 1978 : 35); ВЗ: Мург.-Муровд. (Аскеров, 1981 : 86); Т (Аскеров, Бобров, 1972б : 1412; Аскеров, 1977в : 51; он же, 1981 : 86).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция), Вост. Азия; Северная Америка.

5. *D. remota* (A. Br. ex Doll) Druce, 1908, List Brit. Pl. : 87; Аскеров, 1982, Докл. АН Аз. ССР, 38, 9 : 57. *Aspidium remotum* A. Br. ex Döll, 1857, Fl. Bad. 1 : 29. — *Dryopteris kemulariae* Mikheladze, 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 56; Долуханов, Микеладзе, 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1 : 84; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 12.

Описан из Европы.

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.

Указан для ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Рион.-Квир. (Аскеров, 1982а : 57).

Сев., Центр., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

6. *D. filix-mas* (L.) Schott, 1834, Gen. Fil. : tab. 9. — *Polypodium filix-mas* L. 1753, Sp. Pl. : 1090. — *Aspidium caucasicum* A. Br. 1841, Flora : 707. — *Dryopteris caucasica* (A. Br.) Fr.-Jenk. et Corley, 1972, Brit. Fern. Gaz. 10, 5 : 222; Gabrieljan, Greuter, 1984 Willdenowia, 14 : 153. — *D. filix-mas* (L.) Schott subsp. *caucasica* (A. Br.) A. Askerov, 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 39 : 6. — *D. filix-mas* subsp. *pseudorigida* (Christ) A. Askerov, 1983, цит. соч. : 6.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.: ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан, Дар., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ЗП: Аз.-Куб. (Галушко, 1978 : 36); ЗК: Бело-Лаб. (Семагина, 1999 : 7); ВЗ: Мург.-Муровд. (Gabrieljan, Greuter, 1984 : 153); ЮЗ: Нах.; Т (Аскеров, 1977а : 1028).

Атл., Сев., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. Азия; Северная Америка.

Приводятся следующие гибриды *D. filix-mas* с кавказскими видами рода.

D. × *initialis* Fr.-Jenk. et Corley, 1972, Brit. Fern. Gaz. 10, 5 : 230 (*D. oreades* × *D. filix-mas* (=*D. caucasica*)). Указан для ЗК: Уруп-Теб. (Fraser-Jenkins, Corley, 1972 : 230).

D. × *mantoniae* Fr.-Jenk. et Corley, 1972, Brit. Fern. Gaz. 10, 5 : 230 (*D. filix-mas* × *D. oreades*). Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич. (Аскеров, 1977а : 1028).

D. × *tavelii* Rothm. 1945, Candollea, 10 : 92 (*D. filix-mas* × *D. affinis*). Указан для ВЗ: Алаз-Агрич. (Аскеров, 1977а : 1028).

7. *D. oreades* Fomin, 1910, Вестн. Тифл. бот. сада, 18 : 20. — *D. abbreviata* (DC.) Newm. ex Manton, 1854, Hist. Brit. Fern., ed. 3, 4 : 192; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 58; Колак. 1980, Фл. Абх. изд. 2 , 1 : 29.

Описан с Кавказа («...в субальпийской и альпийской зонах Главного хребта и частью в западной части Малого Кавказа, т. е. в области Аджаро-Имеретинского хребта»). Тип в Тбилиси?

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 36); В. Куб. (Галушко, 1978 : 36; Танфильев, Кононов, 1987 : 9); ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1978 : 36; Очиаури, 1981 : 30); Ман.-Самур. (Галушко, 1978 : 36; Аскеров, 1977а : 1028; Аскеров, Раджи, 1980 : 93); ВЗ: Мург.-Муровд. (Рзазаде, 1950 : 25; Аскеров, 1977а : 1028); ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг (Аскеров, 1977в : 52).

Атл., Центр. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

8. *D. affinis* (Lowe) Fr.-Jenk. 1979, Fern. Gaz. 12, 1 : 56. — *Nephrodium affine* Lowe, 1838, Trans. Cambridge Philos. Soc. 6 : 525. — *Dryopteris borreri* Newm. 1854, Hist. Brit. Ferns, ed. 3, 4 : 189; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 12; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 29; Рзазаде, 1950, Фл. Азерб. 1 : 22; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 39; Долуханов, Микеладзе, 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1 : 73; Henderson, 1965, Fl. Turk. 1 : 58; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 17; Wendelbo, 1976, Iran. Journ. Bot. 1 : 16. — *D. paleacea* (Moore) Fomin, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 52; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 7. — *D. mediterranea* Fomin, 1934, Фл. СССР, 1 : 35; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 18; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Адж. : 12. — *D. pseudomas* (Wollast.) Holub et Pouzar, 1967, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 3 : 330; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 36; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1 : 31; Дмитриева, 1990, цит. соч., изд. 2, 1 : 11.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; Т.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1939 : 12; Долуханов, 1964 : 46).

Атл., Центр., Южн., Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Приводятся следующие гибриды *D. affinis* с кавказскими видами рода.

D. × doluchanovii A. Askerov, 1978, Изв. АН АзССР, сер. биол. 4 : 4 (*D. dilatata × D. affinis*). Указан для ЗЗ: Абх. (Аскеров, 1978 : 4).

D. schorapanensis A. Askerov, 1978, Изв. АН АзССР, сер. биол. 4 : 4 (*D. affinis* (=*D. pseudomas*) × *D. oreades*). Указан для ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Аскеров, 1978 : 4).

9. *D. villarii* (Bellardi) Woynar ex Schinz et Thell. 1915, Vierteljahr. Naturf. Ges. Zürich, 60 : 339; Parsa, 1950, Fl. Iran., 5 : 921. — *Polypodium villarii* Bellardi, 1793, Mém. Acad. Sci. (Turin), 5 : 255. — *P. rigidum* Hoffm. 1795, Deutschl. Fl. 2 : 6, non Aubl. 1775. — *Dryopteris rigida* (Sw.) A. Gray, 1848, Man. Bot. North U. S. : 631; Фомин, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 56; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 38; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 7; он же, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 14; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 29; Колак. 1938, Фл. Абх. 1 : 21; Долуханов, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 38; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 5 (sub *D. rigida* (Hoffm.) Underw.). — *D. submontana* auct. non (Fr.-Jenk. et Jermy) Fr.-Jenk. 1977 : Семагина, 1999, Фл. и фауна зап. 76 : 8.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб.; ЗЗ: Абх.

Центр., Южн. Европа; Средиз.

10. *D. raddeana* (Fomin) Fomin, 1911, Мат. Фл. Кавк. 1, 1 : 57. — *Nephrodium raddeanum* Fomin, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12 : 8—9.

Описан из Талыша: «Habitat in regione sylvatica provinciae Talysch prope Lenkoran, ubi anno 1880 a D-re G. Radde detectum est. Ibidem: district Lenkoran secus flum.

Wilash-tschai 8 V 1907 (spor). Legit Schelkownikow». Лектотип (Кудряшова, h. l.) : «Prope Lenkoran, 8 VI 1880, G. Radde» (LE!).

Т (Ленкоранский и Астаринский районы).

Эндемик.

11. *D. atrata* (Wall.) R.-C. Ching, 1933, Sinensia, 3 : 326. — *Aspidium atratum* Wall. 1828, List : N 380.

Описан из Китая.

ЗЗ: Адж. (натурализовался в Батумском ботаническом саду) (Дмитриева, 1990 : 11).

Вост., Южн. Азия.

11. *Blechnaceae* (C. Presl) Copel.

1. *Blechnum* L.

1. *B. spicant* (L.) Roth, 1794, Ann. Bot. (Usteri), 10 : 56. — *Osmunda spicant* L. 1753, Sp. Pl. : 1066.

Описан из Европы.

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб. (Галушко, 1978 : 37); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1928 : 13; он же, 1939 : 32; он же, 1949 : 31; Долуханов, 1964 : 46; Долуханов, Микеладзе, 1971 : 94—95).

Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Вост. Азия; Северная Америка.

Ordo 7. *Salviniales*

12. *Salviniaceae* T. Lest.

1. *Salvinia* Séguier

1. *S. natans* (L.) All. 1785, Fl. Pedem. 2 : 289. — *Marsilea natans* L. 1753, Sp. Pl. : 1099.

Описан из Италии.

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; Т.

Указан для ВП: В. Ставр., Тер.-Кум. (Галушко, 1978 : 39; Танфильев, Кононов, 1987 : 10); Тер.-Сул. (Аскеров, Раджи, 1980 : 94); ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, Кудряшова, 1962 : 32; Галушко, 1978 : 39); ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир. (Долуханов, 1964 : 49; Долуханов, Микеладзе, 1971 : 113); ЦЗ: Лори (Тахтаджян, 1954 : 70; Gabrieljan, Greuter, 1984 : 156).

Атл., Центр., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Южн., Вост. Азия; Северная Америка.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскеров А. М. Новые данные о распространении папоротников в Азербайджане // Докл. АН АзССР. 1972а. Т. 28. № 3. С. 58—62.

Аскеров А. М. Систематика *Polystichum* Roth и *Polypodium* L. Талыша: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1972б. 40 с.

Аскеров А. М. Pteridophyta Азербайджана // Бот. журн. 1977а. Т. 62. № 7. С. 1022—1030.

Аскеров А. М. Гроздовник виргинский — новый вид для флоры Кавказа // Бот. журн. 1977б. Т. 62. № 9. С. 1332.

Аскеров А. М. Новые данные о папоротникообразных Кавказа // Докл. АН АзССР. 1977в. Т. 33. № 88. С. 49—53.

Аскеров А. М. Гибридогенные папоротники Кавказа // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. 1978. № 4. С. 3—7.

Аскеров А. М. Редкие и исчезающие виды папоротникообразных растений Азербайджана и их охрана // Бюл. ГБС АН СССР. 1981. Вып. 122. С. 85—90.

Аскеров А. М. Два новых вида папоротника для флоры СССР с Кавказа // ДАН АзССР. 1982а. Т. 38. № 9. С. 57—61.

Аскеров А. М. Новые данные по птеридофлоре Азербайджана // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. 1982б. № 3. С. 19—23.

Аскеров А. М. Редкие папоротники Кавказа и их охрана // Бот. журн. 1983а. Т. 68. № 6. С. 835—841.

Аскеров А. М. Новый гибридный вид папоротника с Кавказа // Докл. Ан АзССР. 1983б. Т. 39. № 3. С. 61—62.

Аскеров А. М. Система папоротников Кавказа // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 1983в. Вып. 39. С. 3—8.

Аскеров А. М. *Phegopteris* Fée — новый род папоротников для флоры Азербайджана // Докл. Ан АзССР. 1984а. Т. 40. № 8. С. 79—81.

Аскеров А. М. К изучению папоротника *Asplenium daghestanicum* Christ. // Бюл. ГБС АН СССР. 1984б. Вып. 133. С. 38—41.

Аскеров А. М., Бобров А. Е. К систематике некоторых родов папоротников из Талыша // Бот. журн. 1972а. Т. 57. № 10. С. 1296—1300.

Аскеров А. М., Бобров А. Е. Папоротники Талыша // Бот. журн. 1972б. Т. 57. № 11. С. 1412—1419.

Аскеров А. М., Раджи А. Д. Папоротники Дагестана // Докл. АН АзССР. 1980. Т. 36. № 1. С. 88—94.

Бобров А. Е. Отдел *Polypodiophyta* — Папоротникообразные // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 68—99.

Гагнидзе Р. И., Кемулярия-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми (Западная Грузия). Тбилиси, 1985. 148 с.

Гаджиев В. Д., Кулиева Х. Г., Вагабов З. В. Флора и растительность высокогорий Талыша. Баку, 1979. 150 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д, 1978. Т. 1. 318 с.

Галушко А. И., Кудряшова Г. Л. Папоротники Кабардино-Балкарии // Учен. зап. Кабардино-Балкарского гос. ун-та. Сер. биол. Нальчик, 1962. Вып. 16. С. 31—43.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1939. Т. 1. 402 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1990. Т. 1. 328 с.

Долуханов А. Г. *Filicales*. Определитель растений Грузии. Тбилиси, 1964. Т. 1. С. 32—50. (На груз. яз.).

Долуханов А. Г., Микеладзе И. А. *Pteropsida*. Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1971. Т. 1. С. 28—115. (На груз. яз.).

Карягин И. И. *Marsilea* L., *Botrychium* Sw. // Флора Азербайджана. Баку, 1950. Т. 1. С. 42—45.

Колаковский А. А., Аскеров А. М. Новые данные по птеридофлоре Абхазии // Сообщ. АН ГССР. 1981. Т. 102. № 2. С. 409—411.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1531.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити-Хевсурети. Тбилиси, 1981. 120 с.

Попова Т. Н. Флористические находки в Армении // Биологический журнал Армении. 1970. № 6. С. 102—103.

Рзазаде Р. Я. *Dryopteris* Adans. // Флора Азербайджана. Баку, 1950. Т. 1. С. 20—26.

Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект высших растений Хеви. Тбилиси, 1975. 205 с.

Семагина Р. Н. Сосудистые растения Кавказского заповедника. М., 1999. 106 с. (Флора и фауна заповедников. Вып. 76).

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Тахтаджян А. Л. Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. 290 с.

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Фомин А. В. Filicales — Папоротниковые // Мат. флоры Кавказа. Юрьев, 1911—1913. Ч. 1. Вып. 1 С. 1—187.

Фомин А. В. Filicales — Папоротниковые // Флора СССР. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 16—100.

Хохряков А. П. Новые заносные и дикорастущие папоротникообразные Аджарии // Биол. науки. 1988. № 8. С. 67—68.

Fraser-Jenkins C. R., Corley H. V. Dryopteris caucasica — an ancestral diploid in the male fern aggregate // Brit. Fern. Gaz. 1972. Vol. 10. Pt 5. P. 221—231.

Gabrieljan E. C., Greuter W. A revised catalogue of the *Pteridophyta* of the Armenian SSR // Willdenowia. 1984. N 14. P. 145—158.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 VIII 1999

УДК 582.751.4 (479)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© Т. В. Егорова

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДА *LINUM* (*LINACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

T. V. EGOROVA. TAXONOMIC REVIEW OF THE GENUS *LINUM* (*LINACEAE*) FROM THE CAUCASUS FLORA

Род *Linum* представлен во флоре Кавказа 17 видами, объединенными в 7 секций. 2 вида — *L. austriacum* и *L. nervosum* — разделены на подвиды; 3 вида — *L. mucronatum*, *L. hirsutum* и *L. seljukorum* — представлены нетиповыми подвидами. Впервые для Кавказа приведен 1 подвид — *L. austriacum* subsp. *glaucescens*. Сделаны 2 новые комбинации — *L. nervosum* subsp. *jailicola* (Juz.) Egor. и *L. seljukorum* subsp. *barsegjanii* (Gabrieljan et Dittr.) Egor. Впервые указаны лектотипы ряда таксонов. Приведен ключ для определения видов и подвидов; даны сведения о географическом распространении и таксономические комментарии.

Ключевые слова: *Linum*, Кавказ, таксономия, номенклатура, география.

Ниже приводится конспект рода *Linum* L. (лён) флоры Кавказа, включающий 17 видов, объединенных в 7 секций. Конспект содержит основные синонимы принятых названий видов и подвидов, сведения о типах таксонов, описанных с Кавказа и сопредельных территорий, комментарии по номенклатуре, типификации и таксономии. При названиях секций указывается только источник их действительного обнародования, тип или лектотип; синонимика и описания этих секций имеются в других публикациях (Егорова, 1974, 1996). Географическое распространение льнов указывается по районам, предложенным в работе Ю. Л. Меницкого (1991) для готовящейся в настоящее время сводки «Конспект флоры Кавказа».

Род *Linum* L.

1753, Sp. Pl. : 277; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 349.

Лектотип (Small, 1907 : 67): *L. usitatissimum* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ РОДА *LINUM* ФЛОРЫ КАВКАЗА

1. Листья супротивные, 0.5—1.2 см дл., до 3.5 мм шир., обратнояйцевидные, продолговатые или узкоэллиптические. Цветки 5.0—5.5 мм дл. Чашелистики 2.0—3.3 мм дл., продолговато-яйцевидные, заостренные, по краям железисто-реснитчатые. Лепестки белые. Коробочки 2.5—3.0 мм дл. Однолетники 3—15 (20) см выс. . . . . 13. *L. catharticum*.
+ Листья очередные. Цветки более крупные . . . . 2.

2. Листья (по крайней мере верхние) при основании с 2 коричневыми стипулярными железками. Стебель с очень узкими крыльями, низбегающими от основания листьев. Чашелистики с одной килевидно выступающей жилкой, по краям ресничатые. Лепестки желтые . . . . 3.

+ Листья без стипулярных железок. Стебли без крыльев. Чашелистики с 3—5 жилками, средняя жилка не килевидная . . . . 5.

3. Однолетники. Листья по краям, а иногда и снизу по жилкам мелко пильчатые, нижние большей частью лопатчатые, верхние от ланцетных до широколинейных, 0.5—3.0 см дл., 2—7 мм шир. Цветки гомостильные (пыльники всегда возвышаются над рыльцами). Чашелистики 9—13 мм дл., узколинейные, немного расширенные в нижней части, заостренные. Нити тычинок высоко сросшиеся, охватывающие незрелые коробочки и сохраняющиеся на верхушке зрелой коробочки в виде узкой трубки. Рыльца продолговато-эллиптические . . . . 3. *L. nodiflorum.*

+ Низкие полукустарники. Листья по краям гладкие, реже мелко острозубчатые. Цветки гетеростильные. Чашелистики узколанцетные, постепенно заостренные. Нити тычинок сросшиеся при основании. Рыльца коротколинейные. Обычно имеются стерильные побеги . . . . 4.

4. Ветви соцветия тонкие (0.6—0.7 мм в диам.), слабо отклоненные, почти вертикальные. Листья зеленые, реже сизые, средние — лопатчатые или ланцетные, на верхушке закругленные или островатые, по краям гладкие, большей частью 1.0—2.5 (3) см дл., 2.5—4.0 (5) мм шир., но иногда (Центральный Кавказ) до 6 см дл., 4—10 (12) мм шир. Чашелистики 7—9 мм дл. Стерильные побеги удлиненные, (3) 4—12 см дл., несущие на верхушках розетковидно расположенные листья. . . . . 1. *L. tauricum.*

+ Ветви соцветия утолщенные (1.0—1.5 мм в диам.), обычно растопыренные, отходящие под углом 45° или более. Листья сизые, средние, большей частью лопатчатые, внезапно заостренные, с острием до 2 мм дл., по краям нередко мелкозубчатые, (1) 2—3 см дл., 3—8 мм шир. Чашелистики (10) 11—13 (15) мм дл. Стерильные побеги розетковидные, укороченные, 1—2 см дл. . . . . 2. *L. mucronatum* (*L. mucronatum* subsp. *armenum*).

5(2). Чашелистики по краям со стебельчатыми железками. Лепестки разной окраски . . . . . . 6.

+ Чашелистики по краям без стебельчатых железок, ресничатые или без ресничек. Лепестки голубые . . . . 13.

6. Чашелистики, прицветники, стебли (последние по всей длине или только в верхней половине), а также нередко и листья более или менее густо опушенные длинными волосками. Лепестки розовые, ярко-розовые или голубые. Цветки 2—3 см дл., гетеростильные, редко 1.0—1.2 см дл., гомостильные, но тогда коробочки вверху опушенные. . . . . 7.

+ Чашелистики голые или в верхней половине с мелкими щетинковидными волосками; прицветники, листья и стебли голые или опушенные очень короткими волосками. Чашелистики ланцетовидные или продолговато-яйцевидные, 3.5—7.0 (7.5) мм дл. Лепестки желтые, розовые или почти белые. Цветки гомостильные, 0.6—1.5 см дл. Коробочки голые . . . . 10.

7. Однолетник 10—25 (35) см выс. Цветки 1.0—1.2 см дл., гомостильные. Чашелистики 4.0—4.5 мм дл., яйцевидные или продолговато-яйцевидные, туповатые. Лепестки голубые. Рыльца продолговато-головчатые. Коробочки 4 мм дл., в верхней трети опушенные. Листья мясистые; средние листья продолговатые, 0.6—1.0 см дл., 1.5—2.0 мм шир.; верхние и средние листья по краям с железками. . . . . 12. *L. seljukorum* (*L. seljukorum* subsp. *barsegjanii*).

+ Многолетники (25) 30—60 см выс. Цветки 2—3 см дл., гетеростильные. Чашелистики (6) 8—10 (12) мм дл., ланцетные, острые, нередко с оттянутой верхушкой. Рыльца булавовидно-линейные . . . . 8.

8. Все листья по краям с негустыми короткостебельчатыми железками. Соцветие компактное, слабо ветвистое, с короткими веточками. Лепестки ярко-розовые или лилово-розовые. Стебли по всей длине густо опушенные оттопыренными волосками. Листья густо расположенные, ланцетные, (1) 1.5—2.5 (3) см дл., (3) 5—8 мм шир. . . . . 11. *L. densiflorum.*

+ Листья по краям без железок . . . . 9.

9. Лепестки розовые или ярко-розовые; ноготок короткий, в 3—4 раза короче отгиба. Чашелистики обычно резко двуцветные: в нижней трети желтовато-беловатые, выше — черновато-зеленые. Стебли в нижней половине большей частью голые, в верхней (иногда только на верхушке) — более или менее опушенные. Средние листья большей частью широколанцетные, острые или островатые, (1.5) 2.5—5.0 см дл., 5—15 мм шир., от умеренно опушенных с обеих сторон до почти голых (с опушением только по жилкам) и совсем голых . . . . . . 10. *L. hypericifolium.*

+ Лепестки голубые; ноготок более длинный, в 2 раза короче отгиба. Чашелистики зеленые или светло-зеленые, в нижней части незначительно светлее, чем в верхней. Стебли более или менее густо опушенные по всей длине. Средние листья большей частью слегка лопатчатые или продолговатые, (1) 1.5—3.0 см дл., (2) 3—5 мм шир.; все листья более или менее густо опушенные с обеих сторон . . . . 9. *L. hirsutum* (*L. hirsutum* subsp. *lanuginosum*).

10(6). Цветки 1.0—1.5 см дл. Чашелистики ланцетовидные, 5.5—7 (7.5) мм дл., шиловидно заостренные. Лепестки розовые или почти белые. Листья линейные, 1—2 см дл., 0.5—1.5 мм шир., жесткие, блестящие, обычно густо расположенные, по краям с тонкими короткими шипиками. Многолетники . . . . 16. *L. tenuifolium.*

+ Цветки 0.6—0.7 см дл. Чашелистики 2.5—6.3 мм дл. Листья от линейно-ланцетных до узкоэллиптических, матовые. Однолетники . . . . 11.

11. Листья и стебли голые. Чашелистики 2.5—3.7 (4.0) мм дл., внизу обычно зеленые, матовые, вверху гладкие. Семена 1.1—1.2 мм дл.. . . . . 17. *L. trigynum.*

+ Листья по краям, а часто также и по обеим поверхностям шероховатые от очень мелких жестких щетинковидных волосков; стебли в нижней половине коротко опушенные или голые. Чашелистики (4) 4.3—6.3 мм дл., в нижней, широкой части, беловатые, глянцевитые, голые, вверху шероховатые. Семена 1.4—1.7 мм дл. . . . . 12.

12. Соцветие метельчатое или щитковидное, большей частью рыхлое, нередко с расставленными цветками. Цветоножки 1.0—3.5 мм дл., 0.2—0.3 мм в диам. . . . . 15. *L. corymbulosum*.

+ Соцветие колосовидное, плотное, состоящее из нескольких сильно укороченных веточек, несущих скученные по 2—4 цветки. Цветоножки 0—2 мм дл., 0.5—1.0 мм в диам. . . . 16. *L. strictum*.

13(5). Все чашелистики или только внутренние по краям реснитчатые. Цветки гомостильные или гетеростильные, в последнем случае листья по краям мелкопильчатые. Рыльца булавовидно-линейные . . . . 14.

+ Все чашелистики без ресничек. Цветки гетеростильные. Листья по краям гладкие. Рыльца продолговатые у длинностолбиковых форм и головчатые у короткостолбиковых . . . . 17.

14. Листья ланцетовидные, обычно с более или менее длинным тонким остроконечием, голые или опушенные, по краям мелкопильчатые. Все чашелистики по краям реснитчатые, большей частью яйцевидно-ланцетные, длинно заостренные, значительно длиннее коробочки. Цветки гетеростильные. Многолетние растения . . . . 6. *L. nervosum* . . . 15.

+ Листья линейные или ланцетные, без остроконечия, голые, по краям гладкие. Реснитчатые края имеются только у внутренних чашелистиков; чашелистики яйцевидные или продолговато-яйцевидные, коротко заостренные, короче коробочки либо более или менее равные ей. Цветки гомостильные. Двулетние, малолетние или однолетние растения . . . . 16.

15. Соцветие более или менее рыхлое, обычно многоцветковое; чашелистики (7) 8—11 (13) мм дл., яйцевидно-ланцетные. Стебли голые, реже в нижней половине опушенные. Листья голые, реже средние и нижние листья опушенные (большей частью только на нижней поверхности); средние листья обычно не густо расположенные, 3—7 (10) мм шир.; листья сизые или зеленые . . . . 6a. *L. nervosum* subsp. *nervosum*.

+ Соцветие компактное, 3—7-цветковое; чашелистики 6.5—8.0 (9) мм дл., продолговато-яйцевидные. Стебли в нижней половине опушенные, средние и нижние листья снизу опушенные; средние стеблевые листья густо расположенные, 3 (6) мм шир.; листья сизые, очень жесткие. . . . . 6b. *L. nervosum* subsp. *jailicola*.

16. Зрелые коробочки обычно нераскрывающиеся, (6) 7—8 (11) мм дл.; семена 5.0—5.5 мм дл., с хорошо выраженным носиком. Чашелистики 5.5—9.0 мм дл. Стебли одиночные. Листья ланцетные или линейно-ланцетные, (1) 1.5—4.5 (6) см дл., 1.5—4.0 (5) мм шир. Растение однолетнее, культивируемое . . . . 8. *L. usitatissimum*.

+ Зрелые коробочки более или менее широко раскрывающиеся, 5—6 мм дл.; семена 2—3 мм дл., с очень коротким, почти невыраженным носиком. Чашелистики 4.0—5.5 мм дл. Стебли в числе 2 и более. Листья узколанцетные или почти линейные, 0.5—1.5 см дл., 1.0—1.5 (2) мм шир. Растения двулетние или малолетние . . . . 7. *L. bienne*.

17(13). Растение 10—15 см выс.; стебли неветвистые, довольно густо облиственные. Листья линейно-ланцетные, острые, сизоватые, с краями немного завернутыми на верхнюю сторону, 1.0—1.5 см дл., 1—2 мм шир. Соцветие 1—3-цветковое; цветки 1.8—2.0 см дл. Чашелистики 5—6 (7) мм дл., продолговато-яйцевидные или продолговато-эллиптические, внутренние внезапно, наружные постепенно заостренные . . . . 5. *L. subbiflorum*.

+ Растения 25—60 см выс.; стебли ветвистые. Соцветие многоцветковое. Цветки 1.2—1.5 (1.8) см дл. Чашелистики (3.5) 3.8—5.0 (5.5) мм дл., внутренние большей частью широкоэллиптические или почти округлые, на верхушке закругленные, с очень коротким, 0.1 мм, острием, наружные — продолговато-эллиптические или эллиптические, суженные к верхушке, коротко заостренные . . . . 4. *L. austriacum* . . . 18.

18. Стебли ветвятся в верхней трети или верхней четверти своей длины; ветви первого порядка в числе 2—3, обычно не более 10 см дл. Листья линейные, плоские или с завернутыми краями, зеленые или сизо-зеленые, 0.7—2.5 (3.5) см дл., 1—2 (3.5) мм шир. Коробочки почти шаровидные, 4.5—6.0 мм дл. . . . . 4a. *L. austriacum* subsp. *austriacum*.

+ Стебли ветвятся от середины или почти от основания; ветвей первого порядка 5—6 и более, до 35 см дл. Листья ланцетные или линейные, более или менее плоские, сизые или сизо-зеленые, 1.5—3.5 см дл., 1.5—4.0 (5.5) мм шир. Коробочки большей частью широкояйцевидные, суженные к верхушке, с длиной, превышающей ширину, 6.0—7.5 (8) мм дл. . . . . 4b. *L. austriacum* subsp. *glaucescens*.

Секция 1. *Syllinum* Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1 : 115.

Лектотип (Егорова, 1996 : 351): *L. flavum* L.

1. *L. tauricum* Willd. 1809, Enum. Pl. Horti Bot. Berol. : 339; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 131; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 170; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 42; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 187. — *L. flavum* auct. non L.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 15. — *L. orientale* auct. non (Boiss. et Heldr.) Boiss.: Гроссг. 1949, цит. соч. : 170, p. p.; Сахок. 1962, цит. соч. : 42, p. p.; Галушко, 1980, цит. соч. :

187. — *L. alexeenkoanum* auct. non E. Wulf: Галушко, 1980, цит. соч. : 187; Чер. 1995, Сосуд. раст. России и сопред. гос. : 593, p. p.

Описан по материалам из Крыма и с Кавказа.

L. tauricum subsp. *tauricum*.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул. (Хасавюрт); ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб. (Галушко, 1980 : 187; Танфильев, Кононов, 1987 : 66); ЗЗ: Абх.; ВЗ: Иорск.-Шек. (Рзазаде, 1955 : 66; Кутателадзе, 1983 : 97).

Юго-Вост. Европа (юго-вост. Румыния, Болгария, Крым).

L. tauricum представлен на Кавказе типовым подвидом. Другие 4 подвида встречаются в Юго-Вост. Европе: subsp. *albanicum* (Janchen) Greuter et Burdet (Югославия, Албания, Греция), subsp. *bosphori* P. H. Davis (Европейская Турция), subsp. *bulgaricum* (Podp.) A. Petrova (Болгария, Европейская Турция) и subsp. *serbicum* (Podp.) A. Petrova (Югославия, Болгария) (Romo, 1989).

L. tauricum subsp. tauricum варьирует по окраске листьев от зеленых до сизых. По-видимому, образцы этого растения с Северного Кавказа, имеющие сизые листья, относились к *L. orientale* auct. (=*L .mucronatum* subsp. armenum, *L .alexeenkoanum*), (см. ниже). По моему мнению, на Северном Кавказе произрастает только L.tauricum. Подвид варьирует также по размерам листьев (см.ключ). Возможно, растения этого вида с крупными листьями, встречающиеся на Центральном Кавказе, представляют особую расу.

2. *L. mucronatum* Bertol. 1842, Misc. Bot. 1 : 18, non Gilib. 1792, nom. invalid; P. H. Davis, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 151; id. 1967, Fl. Turk. 2 : 430, map 32; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 3.

Описан из Сирии («Ex oris Euphratis»).

L. mucronatum subsp. *armenum* (Bordz.) P. H. Davis, 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 1 : 37; id. 1967, Fl. Turk. 2 : 431, map 32; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 5; Егор. и Габриэлян, 1998, Новости сист. высш. раст. 31 : 162. — *L. orientale* (Boiss. et Heldr.) Boiss. subsp. *armenum* Bordz. 1912, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 13 : 20, comb. illeg.; Егор. 1973, Фл. Арм. 6 : 196, p. max. p., excl. pl. balcan. — *L. alexeenkoanum* E. Wulf, 1939, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 48, 2-3 : 17, с рис.; Чер. 1995, Сосуд. раст. России и сопред. гос. : 593, p. p. — *L. armenum* (Bordz.) Galushko, 1976, Новости сист. высш. раст. 13 : 254. — *L. mucronatum* auct. non Bertol.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 15, p. p. — *L. orientale* auct. non (Boiss. et Heldr.) Boiss.: Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 130; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 170, p. p.; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 42, p. p.

Описан из сев.-вост. Турции. Лектотип (Егорова, Габриэлян, 1998 : 163): «Transcaucasia. Armenia Rossica. Prope pagum Karaurghan (in prov. Kars), 9 VII 1910, T. Roop» (LE! cum syntypis 5).

ВК: Кубин.; ВЗ: Ширв. (Шемаха, Сумгаит), Мург.-Муровд.; ЮЗ: Дар. (ущелье р. Арпа), Нах., Занг. (Кафан), Мегр.-Зан. (Мегри).

Указан для ВЗ: Иорск.-Шек., Караб.; ЮЗ: Ю. Караб. (Рзазаде, 1952 : 66; Кутателадзе, 1983 : 98).

Юго-Зап. Азия (центр. и вост. Сирия, сев. Ирак, сев.-зап. Иран).

Приведенное растение обычно определялось и обозначалось в литературе как *L. orientale* (Boiss. et Heldr.) Boiss. (Boissier, 1867). Однако P. Davis (1957) указал, что это название представляет собой nomen illegitimum, так как в синонимы к нему E. Boissier поставил приоритетное название *L. mucronatum* Bertol. Кроме того, *L. flavum* L. var. *orientale* Boiss. et Heldr. (базионим *L. orientale*), рассматриваемый Davis (1957, 1967a) как *L. mucronatum* subsp. *orientale* (Boiss. et Heldr.) P. H. Davis (лектотип (Davis, 1957): «Hierosolyma (Jerusalem), Boissier», G), отличается, по его мнению, от кавказских, большинства турецких и некоторых других растений, которые он относит к *L. mucronatum* subsp. *armenum*. Эти отличия состоят в том, что у subsp. *armenum* в противоположность subsp. *orientale* стебли извилистые (а не прямые), листья продолговатые, обратнояйцевидные или линейно-продолговатые, обычно внезапно заостренные (а не продолговатые, острые), более сильно отклоненные ветви соцветия, а чашелистики в 2 (3) раза (а не в 1.5 раза) превышающие коробочку (Davis, 1967b : 431, 432). Сравнение типового и другого хранящегося в LE материала по subsp. *armenum* с образцом subsp. *orientale* из locus classicus (LE) и с растениями, отнесенными к этому подвиду P. Davis, не выявило указанных отличительных признаков (Егорова, Габриэлян, 1998). Не удалось проверить соотношение размеров чашелистиков и коробочек из-за отсутствия в LE образцов subsp. *orientale* со зрелыми коробочками.

Возможно, рассматриваемые подвиды представляют собой один и тот же таксон, приоритетным названием для которого в ранге подвида было бы *L. mucronatum* subsp. *armenum*. Отметим, что Davis (1967b) приводит *L. mucronatum* subsp. *orientale* только для юга Турции (вилайет Gaziantep) и зап. Сирии, а K. Rechinger (1974), кроме того, еще и для Ирака, зап. Ирана, Ливана и Палестины.

Davis (1967a, b) в синонимы к subsp. *armenum* отнес описанный из Малой Азии (Каппадокия) *L. balansae* Boiss. (Boissier, 1867), цветки которого имеют пурпурные (а не бледно-желтые) ноготки. Правомерность этой синонимизации, на наш взгляд, не бесспорна: таксономические отношения этих растений требуют дальнейшего исследования.

А. И. Галушко (1980) и С. К. Черепанов (1995) приводят в своих работах название *L. alexeenkoanum* E. Wulf (Вульф, 1939), причем первый автор ошибочно применил его к *L. tauricum*, а второй — и к *L. tauricum*, и к *L. mucronatum* subsp. *armenum*. *L. alexeenkoanum* описан из восточного Азербайджана (тип: «Gub. et distr. Baku. Pr. st. viae ferr. Sumgait. In decliv. jugi Ach-Burun, 26 IV 1902, Alexeenko», LE!). Типовой (и единственный) образец *L. alexeenkoanum* имеет более длинные и толстые, чем у типичных растений *L. mucronatum* subsp. *armenum*, горизонтальные побеги, от которых в вертикальном направлении отходят розетковидные стерильные побеги и короткие, 5—10 см дл., репродуктивные побеги с плотным соцветием из (1) 2—4 цветков. Растение было собрано на ранней стадии развития; возможно, оно отрастало после стравливания. Из locus classicus *L. alexeenkoanum* в LE имеются и совершенно типичные образцы *L. mucronatum* subsp. *armenum*, собранные примерно в такое же время. Сомнения, имевшиеся прежде (Егорова, Габриэлян, 1998) в отношении систематического положения *L. alexeenkoanum*, перешли в уверенность, что *L. alexeenkoanum* и *L. mucronatum* subsp. *armenum* — один и тот же таксон.

Типовой подвид *L. mucronatum* распространен в Юго-Зап. Азии (вост. Турция, Сирия, Ливан, сев. Ирак и зап. Иран). В Юго-Зап. Азии встречаются и остальные подвиды этого вида: subsp. *assyriacum* P. H. Davis (Сирия, Ливан, Ирак, Иран), subsp. *gypsicola* P. H. Davis (зап. Турция), subsp. *pubifolium* (P. H. Davis) P. H. Davis (Ирак) и subsp. *syriacum* (Boiss. et Gaill.) P. H. Davis (Кипр, Сирия, Ливан) (Davis, 1967b; Rechinger, 1974; Romo, 1989).

3. *L. nodiflorum* L. 1753, Sp. Pl. : 280; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 434; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 8. — *L. luteolum* Bieb. 1808, Taur.-Cauc. 1 : 256; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 14; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 170; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 139.

Описан из Италии.

ВК: В. Сулак. (долина р. Сулак), Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл. (Окр. Туапсе); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх. (Аспиндза); ЮЗ: Ерев. (окр. Еревана), Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан. (Зангеланский р-н Азербайджана), Ю. Караб.; Т.

Указан для ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Кум., В. Тер. (Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 109; Танфильев, Кононов, 1987 : 66); ЗЗ: Абх.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Рзазаде, 1955 : 66; Кутателадзе, 1983 : 92).

Южн. и Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Ирак, Иран).

Секция 2. *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. 1949, Фл. СССР, 14 : 103, sine auct. comb.
Лектотип (Егорова, 1996 : 354): *L. perenne* L.

4. *L. austriacum* L. 1753, Sp. Pl. : 278; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 123; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 169; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 36; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 446; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 13; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 3 : 189; Кут. 1983, Фл. Груз., изд. 2, 8 : 81. — *L. perenne* auct. non L.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 13; он же, 1949, цит. соч. : 169; Сахок. 1962, цит. соч. : 36. — *L. squamulosum* auct. non Rudolphi ex Willd.: Гроссг. 1932, цит. соч.: 13; он же, 1949, цит. соч. : 169; Сахок. 1962, цит. соч. : 36; Галушко, 1980, цит. соч. : 189.

Описан из Австрии.

4а. *L. austriacum* subsp. *austriacum*

ЗП; ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ЗК: Бело-Лаб. (Псебай), Уруп-Теб., В. Куб; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЦК: В. Тер. (Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 109), для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 189); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗ: Ю. Караб. (Рзазаде, 1952 : 63; Кутателадзе, 1983 : 81).

Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа;? Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран).

Значительно варьирует по окраске и размерам листьев (см. ключ), густоте их расположения, степени отклонения от стебля (обычно они более или менее отклоненные, реже прижатые), наличию или отсутствию стерильных побегов (листья на них расположены очень густо). Наблюдается диморфизм у рылец: у длинностолбиковых особей они эллиптические, редко головчатые, у короткостолбиковых — преимущественно головчатые. Данный подвид внешне сходен с *L. bienne*; отличительные признаки этих растений приведены в комментарии к *L. bienne*.

L. squamulosum Rudolphi ex Willd. (Willdenow, 1809), приводимый наряду с *L. austriacum* для Кавказа рядом авторов, начиная с Boissier (1867) (см. синонимику при названии *L. austriacum*), встречается только в Крыму (Егорова, 1996). *L. squamulosum* является приоритетным названием для описанного С. В. Юзепчуком (1949) из Крыма *L. euxinum* Juz. (Егорова, 1996). Последний вид приводится Юзепчуком (1949) и для Новороссийска, однако в LE соответствующего образца нет.

4b. *L. austriacum* subsp. *glaucescens* (Boiss.) P. H. Davis, 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 1 : 38; id. 1967, Fl. Turk. 2 : 447. — *L. alpinum* Jacq. var. *glaucescens* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 865. — *L. glaucum* Boiss. et Noë, 1856, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 2, 5 : 66; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 14. — *L. austriacum* var. *glaucescens* (Boiss.) P. H. Davis, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 139.

Описан по материалам из Турции. Лектотип (Davis, 1957 : 139): «Diarbekir, Noë» (G).

ВП: Тер.-Сул. (окр. Хасавюрта); ВК: Мах.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; Нах. (окрестности г. Ордубада). Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран).

Для Кавказа данный подвид приводится впервые. Davis тестировал в 1959 г. названием *L. austriacum* subsp. *glaucescens* в LE образец из Нахичеванской АР («Азербайджанская ССР. Нахичеванская АССР, в 2 км к юго-востоку от г. Ордубад, 10 VI 1956, № 506, Т. В. Егорова, Н. Н. Цвелев, С. К. Черепанов»), но во «Флоре Турции» (Davis, 1967b) не включил Кавказ в общий ареал этого подвида.

Требует пояснения вопрос о типификации *L. austriacum* subsp. *glaucescens*. Образец, цитированный выше как лектотип названия этого таксона, был выбран Davis (1957) в качестве лектотипа *L. austriacum* var. *glaucescens* (Boiss.) P. H. Davis. Позднее, во «Флоре Турции», Davis (1967b) обозначил данный образец как голотип *L. austriacum* subsp. *glaucescens*, что неверно, так как в протологе базионима этого названия — *L. alpinum* Jacq. var. *glaucescens* Boiss. (Boissier, 1867) — приведено 3 синтипа: «In Messopotamia prope Diarbekir (Noë), in Armenia prope Gumuchkané (Bourg.), in monte Berytdagh Cataoniae (Haussk.)». Первый из них является голотипом названия *L. glaucum* Boiss. et Noë (Boissier, 1856), отнесенного Boissier (1867) в синонимы к описанному им *L. alpinum* var. *glaucescens* (Boissier, 1867), но по отношению к последнему и основанному на нем *L. austriacum* subsp. *glaucescens* данный образец может быть только лектотипом, а не голотипом. Два других цитированных образца принадлежат, как отметил Davis (1957, 1967b), к *L. obtusatum* (Boiss.) Stapf. Один из них («...prope Gumuchkané (Bourg.)») имеется в LE и действительно относится к последнему виду. Из названного пункта в LE хранятся еще 2 образца, собранные E. Sintenis в 1894 г. и определенные как *L. glaucum*. Но они также принадлежат к *L. obtusatum*.

Заметим, что за *L. austriacum* subsp. *glaucescens* могут быть ошибочно приняты образцы типового подвида, у которых вследствие стравливания образуются несвойственные ему низко расположенные ветви.

Помимо рассмотренных 2 подвидов из *L. austriacum* выделяют еще 5—7 подвидов, встречающихся в Южной и Юго-Восточной Европе и Средиземноморье (Romo, 1989).

5. *L. subbiflorum* Juz. 1949, во Фл. СССР, 14 : 716, 110; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 36; Егор. 1974, Фл. Арм. 6 : 191; Егор. и Габриэлян, 1998, Новости сист. высш. раст. 31 : 165. — *L. stocksianum* auct. non Boiss.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 13.

Описан из Южн. Закавказья (Нахичеванская АР). Тип: «Transcaucasia, distr. Nachitshevan, in jugo Zangezur, in monte Dashurry-Dagh, 3 VII 1928, I. Gavrilov» (LE!).

ЦЗ: Лори (Джавахетский хребет, гора Овдара); ВЗ: Мург.-Муровд. (Мургузский хребет: гора Мургуз; Памбакский хребет); ЮЗ: Занг. (Горисский р-н Армении: гора Арамазд; Баргушатский хребет), Нах. (Зангезурский хребет: гора Дашури-даг).

Эндемик.

Первоначально этот вид был известен только из одного, типового, местонахождения. Позднее он был обнаружен в ряде пунктов северной и южной Армении (Егорова, Габриэлян, 1998).

Ближайшие родственные связи *L. subbiflorum* обнаруживает, по-видимому, с *L. empetrifolium* (Boiss.) P. H. Davis (1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 1 : 38; id. 1967, Fl. Turk. 2 : 446), описанным из Центрального (Киликийского) Тавра (южн. Турция) и являющимся эндемиком этой территории. *L. empetrifolium*, так же как и *L. subbiflorum*, обитает в альпийском поясе гор. Один из 2 синтипов *L. empetrifolium* хранится в LE.

Секция 3. *Linum*.
Тип: лектотип рода.

6. *L. nervosum* Waldst. et Kit. 1802—1803, Pl. Rar. Hung. 2 : 109, tab. 105; Юз. 1949. Фл. СССР, 14 : 92; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 169; Сахок. 1962, в Гроссг.

Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 40; P. H. Davis, 1967, 2 : 443; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 12. — *L. nervosum* var. *glabratum* DC. 1824, Prodr. 1 : 426. — *L. nervosum* subsp. *glabratum* (DC.) P. H. Davis, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22 : 136. — *L. aucheri* Planch. 1847, London Journ. Bot. 7 : 173; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 14.

Описан из Сербии.

6a. *L. nervosum* subsp. *nervosum*.

ЗП: З. Ставр.; ВП: Тер.-Сул. (Хасавюрт); ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер. (Алагир); ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел. (окр. Новороссийска); ЗЗ: Туап.-Адл. (окр. Туапсе), Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (окр. Тбилиси); ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг. (окр. Лнчка), Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ВК: Ассо-Арг. (Очиаури, 1981 : 72); для всех районов Сев. Кавказа (Галушко, 1980 : 188); ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; Т. (Гроссгейм, 1949 : 169; Рзазаде, 1955 : 61; Сахокия, 1962 : 40; Кутателадзе, 1983 : 79).

Центр., Юго-Вост. и Вост. (южные районы) Европа; Юго-Зап. Азия (вост. Турция, Ирак, Иран).

На Кавказе, как и в европейской части бывшего СССР, преобладают растения *L. nervosum* с голыми стеблями и листьями. Реже встречаются образцы, в разной степени опушенные. Опушение обычно имеется только в нижней половине растения, реже также и в верхней. Листья могут быть опушены на нижней поверхности (чаще) или с обеих сторон. Возможно, существуют популяции, в которых встречаются и голые, и опушенные особи. В LE хранятся гербарные образцы с Кавказа, на которых имеются растения обоих типов. Голые экземпляры были описаны из России, с р. Дон («...ad Tanaim. Goldbach»), как *L. nervosum* var. *glabratum* DC. (Candolle, 1824), а из сев. Ирана в качестве отдельного вида — *L. aucheri* Planch. (Planchon, 1848) (изотип: «in mont Djulfeck, Aucher Elou, N 4275» — LE!). Подобно Davis (1967b) и Rechinger (1974), я не считаю указанные таксоны самостоятельными.

L. nervosum варьирует также по ширине листьев — 3—6 (10) мм, густоте их расположения, характеру верхушки — от острых до тонко и более или менее длинно заостренных (с колючим, бесцветным, ломким остроконечием), по длине чашелистиков — (7) 8—11 (13) мм и числу цветков в соцветии.

6b. *L. nervosum* subsp. *jailicola* (Juz.) Egor. comb. nov. — *L. jailicola* Juz. 1949, Фл. СССР, 14 : 713, 93; Е. Вульф, 1953, Фл. Крыма, 2, 3 : 29; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 40.

Описан из южного Крыма. Лектотип (Егорова, h. l.): южный Крым, горы Роман-Кош, «In jaila Babugan, 23 VII 1946, N 207, S. Juzepczuk» (LE).

СЗЗ: Анап.-Гел. (окр. Новороссийска, хребет Маркотх).

Юго-Вост. Европа (Крым: яйла).

Очень близок к типовому подвиду от которого отличается густо расположеными, более узкими, всегда опушенными снизу листьями и стеблями в нижней половине, более короткими чашелистиками и малоцветковым и более компактным соцветием. По всей вероятности, растения, соответствующие *L. jailicola* являются ксерофильной формой *L. nervosum*.

7. *L. bienne* Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8 : N 8; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 99; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 447; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 16. — *L. angustifolium* Huds. 1778, Fl. Angl., ed. 2 : 134; Юз. 1949, цит. соч. : 95; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 169; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 38.

Описан по культивируемому материалу, происходящему с п-ова Истрия.

ЦК: В. Кум.; ВК: Кубин. (Хачмасский р-н Дагестана); ЗЗ: Туап.-Адл. (р. Псезуапе), Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв.; ЮЗ: Нах., Ю. Караб. (Физулинский р-н Азербайджана); Т.

Указан для ЗЗ: Адж. (р. Чорох у с. Эрге; Кобулети); ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур. (Гроссгейм, 1949 : 169; Рзазаде, 1955 : 61; Кутателадзе, 1983 : 84; Дмитриева, 1990 : 115; Хохряков, 1992 : 55).

Атл., Южн. и Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Кипр, Сирия, Ливан, Палестина, Ирак, Иран); Сев. Африка (Канарские о-ва); Северная Америка (заносное).

Нередко смешивается с внешне похожим видом *L. austriacum*, представителем предыдущей секции. Хорошо отличается от него блестящими в нижней части чашелистиками с 1 выдающейся средней жилкой, доходящей до верхушки чашелистика и переходящей в короткое (до 0.5 мм дл.) острие, и 2 слабо выраженными боковыми жилками, а также гомостильными цветками с булавовидно-линейными рыльцами (у *L. austriacum* чашелистики матовые, с 3—5 выдающимися жилками, доходящими до половины длины чашелистика, цветки гетеростильные, с эллиптическими или головчатыми рыльцами).

8. *L. usitatissimum* L. 1753, Sp. Pl. : 277; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 277; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 169; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 34; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 448; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 17.

Описан по материалам из Южной Европы.

ЗП: З. Ставр.; ВК: Кубин.; ЗЗ: Туап.-Адл., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах.; Т.

Указан для ЗЗ: Абх., Рион.-Квир.; ЮЗЗ: Месх. (Кутателадзе, 1983 : 81).

Культивируется как прядильное и масличное растение; иногда встречается по окраинам полей, вдоль дорог, у жилья.

Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Вост., Юго-Вост. и Южн. Азия; Северная и Южная Америка; ? Австралия. Везде только в культуре или в качестве заносного, одичавшего.

Секция 4. *Dasylinum* (Planch.) Juz. 1949, Фл. СССР, 14 : 140, sine auct. comb.
Лектотип (Егорова, 1996 : 358): *L. hirsutum* L.

9. *L. hirsutum* L. Sp. Pl. : 277.

Описан по материалам из Австрии и «Татарии».

L. hirsutum subsp. *lanuginosum* (Juz) Egor. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 358. — *L. lanuginosum* Juz. 1949, Фл. СССР, 14 : 723, 143; Юз. 1955. Список раст. Герб. фл. СССР, 13 : 77, N 3922; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 38. — *L. hirsutum* auct. non L.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 13, p. p.; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 169.

Описан из Крыма. Тип: «Симферополь, ближние Дубки, 15 V 1911, Н. и Я. Яната» (LE!).

СЗЗ: Анап.-Гел. (окр. Анапы, Новороссийска и Геленджика).

Юго-Вост. Европа (Крым).

По мнению Davis (1967b : 440), растения, описанные как *L. lanuginosum* Juz., возможно, тождественны *L. hirsutum*» subsp. *byzantinum* Azn., известному из Европейской Турции и северной Греции.

Типовой подвид *L. hirsutum* встречается в Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. (южные районы) Европе. Из других подвидов этого вида 2 подвида (subsp. *oreocaryum* P. H. Davis и subsp. *pseudoanatolicum* P. H. Davis) — эндемики Анатолии и один (subsp. *spathulatum* (Halacsy et Bald.) Hayek) произрастает в северной Греции и южной Албании (Davis, 1967b; Romo, 1989).

10. *L. hypericifolium* Salisb. 1806, Parad. Lond. : tab. 79; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 140; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 13; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 169; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 40; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 441. — *L. hirsutum* auct. non L.: Гроссг. 1932, цит. соч. : 13, p. p.

Описан по растениям, выращенным в Лондоне из семян, полученных с Кавказа. Лектотип (Егорова, h. l.): Salisbury, l. c. : tab. 79.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Ю. Караб.

Указан для ЮЗ: Нах. (Гроссгейм, 1949 : 169; Рзазаде, 1955 : 69; Сахокия, 1962 : 40).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Типовые образцы *L. hypericifolium*, по-видимому, утрачены. Как сообщил Н. Н. Цвелев, посетивший в 1997 г. Англию, их нет в Гербариях BM, LINN и K, где они могли бы храниться. Нет данных о типе *L. hypericifolium* и в работе Davis (1967b). В качестве лектотипа мной выбран приведенный в протологе очень хороший рисунок вида.

Сильно варьирует по степени опушения стеблей и листьев и размерам последних (см. ключ).

Я не видела образцов *L. hypericifolium* из Нахичеванской АР. Возможно, данные о произрастании вида в этом регионе относятся к следующему виду.

11. *L. densiflorum* P. H. Davis, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 146; id. 1967, Fl. Turk. 2 : 441, map 34; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 11; Егор. и Габриэлян, 1998, Новости сист. высш. раст. 31 : 160. — *L. anatolicum* auct. non Boiss.: Егор. 1973, во Фл. Арм. 6 : 198.

Описан из восточной Турции. Тип: «Turkey (Kurdistan). Prov. Bitlis, dist. Resadiye: mountain 10 km S. E. of Pellii, 2150 m, rocky slope, 8 VII 1954, D. 22553, P. Davis, O. Polunin» (E, изотипы G!, K!).

ЮЗ: Ерев. (Арташатский р-н Армении, гора Оцасар), Севан. (Гегамский хребет), Дар., Нах. (Шахбузский р-н, близ с. Бузгов; между местностью Анабад и массивом Каракуш; Азнабюрт), Занг. (Баргушатский хребет, гора Арамазд).

Указан для Т (Rechinger, 1974 : 11).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

L. densiflorum близок к *L. hypericifolium*; отличается от последнего густым скученным соцветием, более узкими листьями, по краям которых расположены стебельчатые (реснитчатые) железки, и более тонкими стеблями. Davis (1967b) во «Флоре Турции» указывает, что у большинства образцов *L. densiflorum* железки имеются только по краям верхних и средних листьев, но у растений, собранных в районе Арарата, они есть и у нижних листьев. Железками снабжены все листья у иранских (Rechinger, 1974) и кавказских представителей *L. densiflorum*. Возможно, эти растения, так же как и араратские, представляют собой особую расу *L. densiflorum*. *L. hypericifolium* и *L. densiflorum* встречаются в разных экологических условиях. Первый вид обычно обитает на субальпийских лугах, лесных лужайках, в зарослях кустарников, в то время как второй встречается в более сухих местах: на каменистых, щебнистых и глинистых склонах в среднем и верхнем поясах гор.

Произрастание *L. densiflorum* в Талыше весьма сомнительно. Rechinger (1974), приводя вид для этого района, ссылается на не виденные им сборы Ф. Р. Гогенакера (R. F. Hohenacker).

Секция 5. *Heleolinum* Egor. 1998, Новости сист. высш. раст. 31 : 160. — *Linum* sect. *Halolinum* Egor. 1973, во Фл. Арм. 6 : 198, non ser. *Halolinum* Planch. 1847.

Тип: *L. seljukorum* P. H. Davis.

12. *L. seljukorum* P. H. Davis, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 147, tab. 7; id. 1967, Fl. Turk. 2 : 442.

Описан из центральной Турции (вилайет Конья). Тип: «Turkey. Prov. Konya: Konya — Kasinhan, in dry mud at edge of saline marsh, 7 IX 1947, N 14777, Davis» (E, изотип K).

L. seljukorum subsp. barsegjanii (Gabrielian et Dittr.) Egor. comb. nov. — *L. barsegjanii* Gabrielian et Dittr. 1992, Candollea, 47, 1 : 71; Егор. и Габриэлян, 1998, Новости сист. высш. раст. 31 : 159. — *L. seljukorum* auct. non P. H. Davis: Егор. 1973, Фл. Арм. 6 : 198; Барсегян, 1990, Водно-болотн. раст. АрмССР : 150.

Описан из юго-западной Армении. Тип: «Армянская ССР, Вединский р-н, пос. Арарат, засоленные болота, 850 м над ур. м., 8 VIII 1961, А. М. Барсегян» (ERE, изотипы, E, G, K, LE!).

ЮЗ: Ерев. (Араратский (бывший Вединский) р-н Армении, окр. пос. Арарат).

Эндемик

Растения, описанные как *L. barsegjanii*, отличаются от *L. seljukorum* менее ветвистыми стеблями (заметим, однако, что степень ветвистости стеблей у однолетних льнов сильно варьирует), опушенными в верхней и средней частях (а не по всей длине), голыми (а не опушенными) нижними листьями, меньшими размерами лепестков (но сами лепестки у *L. barsegjanii* не розовые, как отмечено в оригинальном описании, а голубые, т. е. такие же, как и у *L. seljukorum*). Приведенные отличительные признаки, а также незначительные различия по размерам и форме листьев, степени опушенности чашелистиков и коробочек и длине волосков (Gabrielian, Dittrich, 1992) дают основания сделать вывод о том, что *L. barsegjanii* правильнее рассматривать в качестве подвида *L. seljukorum*.

Следует отметить, что растение, о котором идет речь, было намечено мной в 1956 г. к описанию в качестве нового вида — *L. armenum* (это название имеется на этикетках хранящихся в LE гербарных образцов). Но пока рукопись находилась в печати, Davis (1957) описал *L. seljukorum*, с которым я, основываясь на его протологе и изображении, отождествила «*L. armenum*». Davis, посетивший в 1959 г. Ботанический институт им. В. Л. Комарова (LE), тестировал гербарные образцы «*L. armenum* Egor.» как

L. seljukorum, а позднее в обработке рода *Linum* во «Флоре Турции» (Davis, 1967b) указал этот вид и для Советской Армении.

Subsp. *barsegjanii* известен из одного местонахождения в юго-западной Армении, subsp. *seljukorum* — из 2 местонахождений в центральной Турции, в вилайете Конья. Оба подвида растут в сходных экологических условиях: первый — на засоленных болотах Араратской равнины в формациях *Juncus acutus* L., второй — по краям засоленных болот.

Секция 6. *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rumel. : 118.

Лектотип (Small, 1907 : 69): *Cathartolinum pratense* Reichenb. (=*L. catharticum* L.).

13. *L. catharticum* L. 1753, Sp. Pl. : 281; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 127; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 169; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 35; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 449; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 18.

Описан из Сев. Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб. (окр. г. Черкесск), В. Куб. (Теберда); ЦК: В. Кум., Малк. (Нальчик и Бечоский перевал), В. Тер. (близ Владикавказа и Ларс); ВК: Ассо-Арг., В. Сулак. (Гуниб и Гергебильский р-н: долина Козикумухского Койсу), Ман.-Самур., Кубин. (Кусарский р-н); ЗЗ: Абх., Инг.-Рион. (Сванетия); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗ: Севан.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 66), для всех горных районов Сев. Кавказа (Галушко, 1980 : 187); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб. (Рзазаде, 1955 : 64; Кутателадзе, 1983: 77).

Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран); Северная Америка; Сев.-Зап. Африка.

Секция 7. *Linopsis* (Reichenb.) Engelm. 1852, in A. Gray, Smithson. Contr. Knowl. 3, 5 : 25.

Лектотип (Rogers, 1982 : 230): *L. quadrifolium* L.

14. *L. tenuifolium* L. 1753, Sp. Pl. : 278; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 125; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 169; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 40; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 444; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 13.

Описан по материалам из Франции и Швейцарии.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб. (близ ст. Ахметовской), Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк. (близ с. Гунделек), В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл. (между Хостой и Мацестой: верховья р. Агуры), Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан. (р. Мегригет близ пос. Варданадзор); Т (Дыман).

Указан для ЦК: Малк.; ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1980 : 188); ВЗ: Иорск.-Шек., Караб., ЮЗ: Ю. Караб. (Рзазаде, 1955 : 63; Кутателадзе, 1983 : 86).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. (южн.) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Ливан, зап. Иран).

Варьирует по наличию или отсутствию опушения на стеблях, которые обычно голые и лишь иногда в нижней половине коротко опушенные. *L. tenuifolium* вместе с 3 средиземноморскими видами (*L. salsoloides* Lam., *L. suffruticosum* L. и *L. ortegae* Planch.) выделяется в подсекцию *Dichrolinum* (Planch.) Rogers.

15. *L. corymbulosum* Reichenb. 1832, Fl. Germ. Excurs. : 834; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 128; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 15; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 435; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 8; Егор. 1996, Фл. Вост. Евр. 9 : 360; Romo, 1989, in Greuter et al. Med-Checklist, 4 : 219. — ? *L. liburnicum* Scop. 1772, Fl. Carn. 1 : 230; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 170; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 41;

Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 187; Кут. 1983, Фл. Груз., изд. 2, 8 : 88. — *L. strictum* L. subsp. *corymbulosum* (Reichenb.) Rouy, 1897, Fl. Fr. 4 : 60; Ockendon a. Walters, 1968, Fl. Europ. 2 : 210. — *L. gallicum* auct. non. L.: Юз. 1949, цит. соч. : 129, p. p., quoad pl. e Caucaso orient. — *L. strictum* auct. non. L. : Гроссг. 1949, цит. соч. : 170; Сахок. 1962, цит. соч. : 41. — *L. trigynum* auct. non L.: Rech. lf. 1974, l. c. : 9.

Описан из Италии (окр. Триеста).

ВП: Тер.-Сул. (р. Яман-су близ Хасавюрта); ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл. (р. Псезуапе), Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан. (Азербайджан), Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак. (Галушко, 1980 : 187); ЗЗ: Инг.-Рион. (Сахокия, 1962 : 41; Кутателадзе, 1983 : 86).

Южн. и Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Кипр, Сирия, Ливан, Палестина, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. и Южн. (сев.-зап. Индия) Азия; Сев. Африка (вост.).

Листья у *L. corymbulosum* по краям, а часто также и по обеим поверхностям шероховатые от очень мелких жестких щетинковидных волосков; стебли вверху голые, в нижней половине голые или коротко опушенные. Шероховатыми листьями, а также более длинными, внизу явственно беловатыми и глянцевитыми, а вверху шероховатыми чашелистиками и более крупными семенами (см. ключ) *L. corymbulosum* хорошо отличается от *L. trigynum* L. (=*L. gallicum* L.), с которым его нередко смешивают. В частности, как *L. trigynum* во «Flora Iranica» (Rechinger, 1974) приведен образец *L. corymbulosum* из Талыша (см. комментарий к *L. trigynum*). *L. corymbulosum* иногда принимали (Гроссгейм, 1949; Сахокия, 1962) за более близкий к нему вид — *L. strictum* L. (см. комментарий к нему). Отличительные признаки обоих видов приведены в ключе.

Вопрос о правильном названии приводимого вида неясен. Авторы кавказских Флор и Определителей чаще употребляют для него более раннее название *L. liburnicum* Scop., с которым синонимизируют *L. corymbulosum*. Во «Флоре Европы» (Ockendon, Walters, 1968) *L. corymbulosum* и *L. liburnicum* также считаются тождественными таксонами: последнее название стоит в синонимах у *L. strictum* L. subsp. *corymbulosum* (Reichenb.) Rouy. Davis (1967b), Rechinger (1974) и A. Romo (1989) полагают, что название *L. liburnicum* ошибочно применяют к растениям, принадлежащим к *L. corymbulosum*, но не указывают, какому виду соответствует название *L. liburnicum*.

L. liburnicum описан из Восточного Средиземноморья, с п-ова Истрия (Scopoli, 1772). Автор описания сближает этот вид с *L. maritimum* L. Оригинальное описание *L. liburnicum* может быть отнесено к *L. corymbulosum*, встречающемуся в «locus classicus» *L. liburnicum*. Однако без изучения типового материала по *L. liburnicum* нельзя с уверенностью сказать, учитывая существующие в литературе разногласия, конспецифичны ли оба рассматриваемых таксона.

16. *L. strictum* L. 1753 : 279; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 436; Rech. f. 1974, Fl. Iran. 106 : 10. — *L. strictum* var. *spicatum* Pers. 1805, Syn. Pl. 1 : 336. — *L. spicatum* (Pers.) Guss. 1844, Fl. Sicul. Syn. 2 : 809; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 14, cum auct. (Lam.) Pers.; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 170; Юз. 1949, Фл. СССР, 14 : 129, in adnot. Рзазаде, 1955, Фл. Азерб. 6 : 65; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 41.

Описан по материалам из Франции, Испании и Сицилии.

ВЗ: Ширв. (Апшеронский п-ов, близ с. Мардакены).

Южн. и Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азя (зап. и южн. Турция, Кипр, Сирия, Ливан, Ирак, Иран, Пакистан).

Вид известен из одного местонахождения, где, по-видимому, встречается (или встречался) в большом количестве особей. Р. Я. Рзазаде (1955) отмечает, что в Гербарии Института ботаники в Баку имеются многочисленные сборы данного растения. Как указывает С. В. Юзепчук (1949), он не видел образцов *L. spicatum* (=*L. strictum*), на основании которых последний был приведен А. А. Гроссгеймом (1932) во «Флоре Кавказа», и поэтому не включил этот вид во «Флору СССР». Однако один гербарный образец из цитированного выше пункта (сборы А. Микаеляна 1930 г.) имеется в LE; возможно, он появился после публикации Юзепчуком (1949) обработки рода *Linum*.

L. strictum приведен в работе Гроссгейма (1949 : 170) для Карабаха без указания места сбора. М. Ф. Сахокия (1962 : 41) цитирует это место («Шахбулах, 18 V 1829, собр. Шовиц»). В LE данного образца нет, возможно, он имеется в Баку, и его видел Рзазаде, который отнес *L. strictum* sensu Гроссгейм 1949 в синонимы к *L. corymbulosum*.

L. strictum — вариабельный вид, в пределах которого иногда выделяют 2 разновидности: var. *strictum*, с метельчатым соцветием, и var. *spicatum*, с колосовидным соцветием, как у приводимого растения с Апшеронского п-ова.

17. *L. trigynum* L. 1753, Sp. Pl. : 279; Ockendon a. Walters, 1968, Fl. Europ. 2 : 210; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 436; Кут. 1983, Фл. Груз., изд. 2, 6 : 89. — *L. gallicum* L. 1762, Sp. Pl., ed. 2 : 401, nom. illeg.; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 14; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 170; Юз. 1949. Фл. СССР, 14 : 129, p. p., excl. pl. e Caucaso orient.; Сахок. 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 41.

Описан из Франции (окр. Монпелье).

ЗЗ: Туап.-Адл. (с. Волково), Инг.-Рион. (Цхалтубо).

Указан для ЗЗ: Абх. (Гроссгейм, 1932 : 14; он же, 1949 : 170; Сахокия, 1962 : 41; Кутателадзе, 1983 : 89), Адж. (с. Кеда — Дмитриева, 1990 : 114).

Центр. (южн.), Южн., Юго-Вост. и Вост. (Карпаты) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (сев., зап. и южн. Турция, Кипр, Сирия, Ливан, Ирак).

Этот очень редкий на Кавказе вид включен во «Flora Iranica» (Rechinger, 1974 : 9) на основании процитированного K. Rechinger, но не виденного им сбора К. А. Мейера из Талыша («Talish: Ins. Sara, C. A. Mey.»). В действительности этот хранящийся в LE образец принадлежит к *L. corymbulosum*. Таким образом, *L. trigynum* не встречается на территории, охватываемой «Flora Iranica».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов н/Д, 1980. Т. 3. 351 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1932. Т. 3. 405 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси, 1990. Т. 1. 328 с.

Вульф Е. В. Новый вид льна для флоры СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 48. № 2-3. С. 15—17.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae*, Льновые // Флора Армении. Ереван, 1974. Т. 6. С. 187—201.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae* DC. ex S. F. Gray — Льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 346—360.

Егорова Т. В., Габриэлян Э. Ц. Критические заметки о некоторых видах рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Армении // Новости сист. высш. раст. 1998. Т. 31. С. 158—165.

Кутателадзе Ш. И. *Linaceae* S. F. Gray // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1983. Т. 8. С. 74—99.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 1513—1521.

Рзазаде Р. Я. Сем. *Linaceae* Dumort. — Льновые // Флора Азербайджана. Баку, 1955. Т. 6. С. 59—69.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси, 1981. 119 с.

Сахокия М. Ф. Сем. *Linaceae* Dum. — Льновые // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 32—42.

Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви. Тбилиси, 1975. 205 с.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Хохряков А. П. Изменения и дополнения к флоре Аджарии // Бюл. ГБС. 1992. Вып. 163. С. 49—57.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юзепчук С. В. Сем. Льновые — *Linaceae* Dumort. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 84—146.

Boissier E. Diagnoses plantarum novarum. Lipsiae, 1856. Ser. 2. N 5. 118 p.

Boissier E. Flora Orientalis. Basileae; Genevae, 1867. Vol. 1. 1017 p.

Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1824. Pars 1. 748 p.

Davis P. H. Materials for a Flora of Turkey, II: *Linum* L. // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1957. Vol. 22. N 3. P. 135—161.

Davis P. H. Materials for a Flora of Turkey, XVI: *Geraniaceae*, *Linaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1967a. Vol. 28. N 1. P. 35—38.

Davis P. H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967b. 581 p.

Gabrielian E., Dittrich M. Linum barsegjanii Gabr. et Dittr., a new species from Armenia // Candollea. 1992. Vol. 47. P. 71—76.

Ockendon D. J., Walters S. M. Linum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 206—211.

Planchon J. E. Sur le famille Lineés // London J. Bot. 1847. Vol. 7. P. 165—186.

Rechinger K. H. Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und umrahmenden Gebirge. Graz, 1974. N 106. 19 p.

Rogers C. M. The systematics of *Linum* sect. *Linopsis* (*Linaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1982. Vol. 140. N 2-3. P. 225—234.

Romo A. M. Linaceae // W. Greuter, H. M. Burdet, G. Long. Med-Checklist. Genève, 1989. Vol. 4. P. 216—226.

Scopoli J. A. Flora Carniolica. Vindobonae, 1772. N. 1. 448 p.

Small J. K. Fam. *Linaceae* // North American Flora. New York, 1907. Vol. 25. Pt 1. P. 67—87.

Willdenow C. L. Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis. Berolini, 1809. Pars 1-2. 1099 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 23 III 2000

SUMMARY

The genus *Linum* L. in Caucasian flora is represented by 17 species combined into 7 sections. Two species — *L. austriacum* and *L. nervosum* are subdivided into subspecies; 3 species — *L. mucronatum*, *L. hirsutum* and *L. seljukorum* are represented by non-type subspecies. 3 species — *L. flavum*, *L. perenne* and *L. squamulosum* Rudolphi ex Willd. are excluded from Caucasian flora. One subspecies — *L. austriacum* subsp. *glaucescens* (Boiss.) P. H. Davis is recorded for the first time for Caucasus. Two new combinations are made, *L. nervosum* subsp. *jailicola* (Juz.) Egor. and *L. seljukorum* subsp. *barsegjanii* (Gabrieljan et Dittr.) Egor.

УДК 582.736 (479.25) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© А. К. Сытин

НОВЫЙ ВИД *ONOBRYCHIS TAKHTAJANII* (*FABACEAE*) ИЗ АРМЕНИИ

A. K. SYTIN. A NEW SPECIES ONOBRYCHIS TAKHTAJANII (*FABACEAE*) FROM ARMENIA

Новый вид *Onobrychis takhtajanii*, относящийся к секции *Eubrychis* DC., представляет собой хорошо обособленный таксон родства *O. bungei*, распространенный в южной части Закавказского нагорья, и является эндемиком Атропатенской флористической подпровинции.

Ключевые слова: *Onobrychis*, *Fabaceae*, новый вид, Армения, Нахичевань, консортивные связи, фитофаги, Lycaenidae, видообразование.

Впервые это растение было замечено московским энтомологом-лепидоптерологом А. В. Данченко, специалистом по семейству Lycaenidae Leach., который в июле 1986 г. на южном склоне Айоцдзорского хребта близ с. Бузгов (Нахичевань) на высоте 1200 м над ур. м. собрал на нем личинки неизвестной бабочки.[1] Данченко отметил относительно позднее цветение этого эспарцета по сравнению с другими видами и характерную форму его обратнотреугольных бобов. 18 июня 1997 г. при повторном нахождении таких же гусениц близ с. Гнишик он собрал и достаточно представительную серию гербарных образцов кормовых растений, которую передал для определения автору этой статьи.

А. В. Данченко и автор описания нового вида рады посвятить его академику А. Л. Тахтаджяну в дни его 90-летия.

Onobrychis takhtajanii Sytin sp. nov. — Herbae perennes, 40—50 cm alt. Caules griseoli, pilis appressis tecti. Stipulae triangulares, medio et altius connatae, membranaceae, albo-pilosae, triangulares vel lanceolato-triangulares, 9—10 mm lg. Folia 10 cm lg.; foliola 4—5 (7)-juga, 10—16 (18) mm lg., 1—2 mm lt., lineata, apice obtusata, appresse pilosa. Inflorescentia 10—15 (25)-flora, racemosa, post anthesin elongata. Pedunculi 6—10 (18) cm lg. Braceae lanceolatae, paleaceae, 3—4 mm lg.; pedicellus 0.5—1.5 mm lg. Calyx infundibuli-campanulatus, 5—6 mm lg., paene glaber, inter dentes ciliatus, dentibus 3—4 mm lg., triangularibus, viridibus. Corolla 9—12 mm lg., pallide roseola; vexillum 9—12 mm lg., lamina obtusato-elliptica, 4 mm lg., 2.0—2.5 mm lt.; alae 5—6 mm lg., lamina oblonga, apice orbiculata, 4 mm lg., 2.0—2.5 mm lt., auriculis subrotundatis, ungue 2 mm lg.; carina obtriangularis, 10—11 mm lg., 5.5—6.0 mm lt., ungue 3—5 mm lg. Legumina 5.5—7.0 mm lg., 4.5—5.0 mm lt., obtriangulata, viridia, lacunosa, appresse pilosa, margine et convexitati calvescentia, crista 3-denticulata, disco 1—3-denticulato, dentibus 0.5—1.0 mm lg., ad basin dilatatis, glabris (figure, *1a—e*).

Typus: «Armenia, jug. Daralaghez (jug. Hajotsdzorense) prope pagum Gnishik. In declivibus pulvineto-spinosis (*Onobrychis cornuta* (L.) Desv.), 18 VI 1997, A. Dantchenko» (LE).

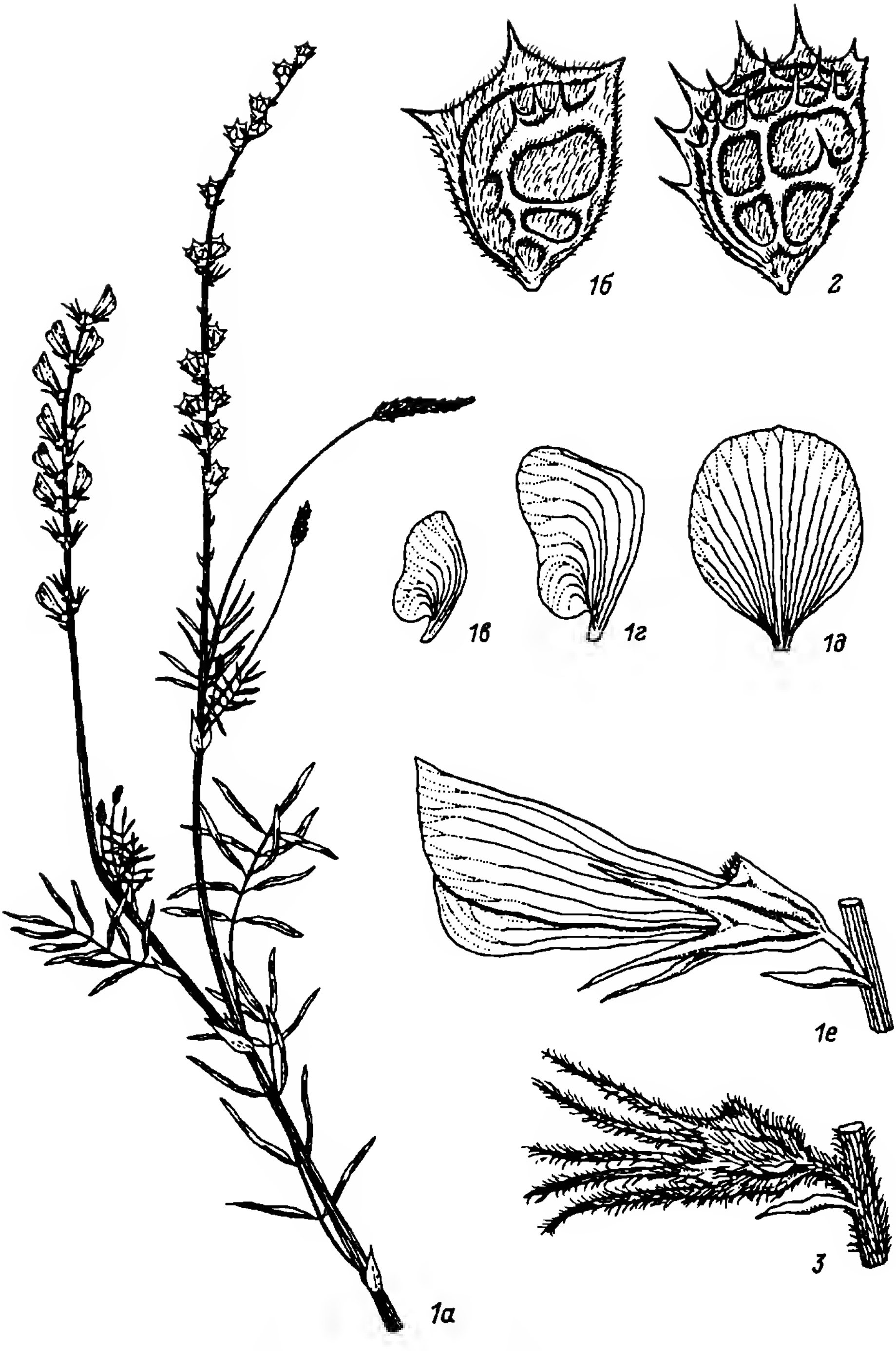
Affinitas. Ab *O. hajastano* Grossh. calyce glabrescenti (nec appresse piloso) (figure, *3*) corolla majore (10—12, nec 6—7) mm lg., corollae colore pallidiore-roseolo (nec violaceo-roseo), vexillo carinam longitudinam superante (nec aequante), leguminibus obtriangulatis (nec semiorbiculatis) distinguitur. Ab *O. transcaucasica* Grossh. calyce glabrescenti (nec pubescenti), disco armato (nec inermi) distinguitur. Ab *O. cyri* Grossh. crista 3-dentata (nec 4—5-dentata), armis uniseriatis (nec biseriatis), disco 1—3-denticulato (nec 5—7-denticulato) differt (figure, *2*).

Species in honorem Armenii Takhtajanii, botanicorum principi, dedicatur.

Многолетние травы 40—50 см выс. Стебли сероватые, прижато опушенные. Прилистники срастающиеся в средней части и выше, пленчатые, опушенные белыми волосками, треугольные или ланцетно-треугольные, 9—10 мм дл. Листья 10 см дл.;

---

[1] Это оказался новый вид бабочки-голубянки. Предполагаемое название этого вида — Polyommatus emmeli sp. nov. (Rhopalocera, Lycaenidae) — будет дано в честь Dr. Thomas Emmel, энтомолога, профессора Флоридского университета (University of Florida), исследовавшего кариологию данных кавказских бабочек.



Onobrychis takhtajanii и близкие виды.

1 — *Onobrychis takhtajanii*: *1а* — общий вид, *1б* — боб, *1в* — крыло, *1г* — лодочка, *1д* — флаг, *1е* — венчик; *2* — *O. cyri*, боб; *3* — *O. hajastana*, чашечка.

листочки в числе 4—5 (7) пар, 10—16 (18) мм дл., 1—2 мм шир., линейные, заостренные, прижато опушенные. Соцветие — 10—15 (25)-цветковая кисть, удлиняющаяся по отцветании. Цветоносы 6—10 (18) см дл. Прицветники ланцетные, пленчатые, 3—4 мм дл.; цветоножка 0.5—1.5 мм дл. Чашечка воронковидно-колокольчатая, 5—6 мм дл., почти голая, с ресничками волосков между зубцами; зубцы 3—4 мм дл., треугольные, зеленые. Венчик 9—12 мм дл., бледно-розовый; флаг 9—12 мм дл.; пластинка притупленно-эллиптическая, 4 мм дл., 2.0—2.5 мм шир.; крылья 5—6 мм дл., пластинка продолговатая, 4 мм дл., 2.0—2.5 мм шир., ушки почти округлые, ноготок 2 мм дл., лодочка обратнотреугольная, 10—11 мм дл., 5.5—6.0 мм шир., ноготок 3—5 мм дл., 5.5—6.0 мм шир., ноготок 3—5 мм дл. Бобы 5.5—7.0 мм дл., 4.5—5.0 мм шир., обратнотреугольные, зеленые, ямчатые, прижато опушенные волосками, голые по краю и выпуклым поверхностям складок перикарпия, вооруженные 3 зубцами по гребню и 1—3 зубцами на диске, 0.5—1.0 мм дл., расширяющимися к основанию, голыми (см. рисунок, *1а—е*).

Тип: «Армения, хр. Даралагез (Айоцдзорский хр.) близ с. Гнишик. Нагорно-ксерофитные ключеподушечниковые (*Onobrychis cornuta*) сообщества, 18 VI 1997, А. В. Данченко» (LE).

Родство. От *O. hajastana* Grossh. отличается голой (а не оттопыренно-опушенной) чашечкой (см. рисунок, *3*), более крупным венчиком (10—12, а не 6—7 мм дл.), более светлой его окраской (бледно-розовой, а не розово-фиолетовой), флагом, превышающим по длине лодочку (а не равным ей), обратнотреугольными (а не полуокруглыми) бобами; от *O. transcaucasica* Grossh. отличается голой чашечкой (а не опушенной) и вооруженным диском боба; от *O. cyri* Grossh. отличается числом зубцов (3, а не 5—6) по гребню боба, однорядным (а не двурядным) вооружением диска, числом зубцов на диске 1—3 (а не 5—7) (см. рисунок, *2*).

Паратипы: Армения. Перед подъемом на Варденисский перевал по дороге в Мартуни (на Севане), в окрестностях с. Ардниждзор по известняковым склонам, 1630 м над ур. м., 16 VII 1970, М. Власов (LE, MHB).

Onobrychis takhtajanii относится к группе близкородственных видов эспарцетов секции *Eubrychis* DC., а именно *O. bungei* Boiss., *O. hajastana* Grossh., *O. transcaucasica* Grossh., *O. cyri* Grossh., представляющих собой цикл слабо обособленных географических викариантов, объединяемых в ряд *Transcaucasicae* Chinth. (Хинтибидзе, 1960 : 66). По-видимому, к этой же группе следует отнести и *O. schuschaensis* O. D. Agajeva (Агаева, 1967) — узколокальный эндемик Карабахского хребта, описанный из Шушинского р-на (к сожалению, без точного указания местонахождения). Тип этого вида, по указанию О. Д. Агаевой, находится в гербарии Института ботаники АН Азербайджана в Баку (BAK), однако в списке хранящихся там аутентичных образцов (Аскеров, Абдуллаева, 1989) он не приводится. Мы не имели возможности сравнить растения нашего вида с *O. schuschaensis*, но на основе рисунков и описания установили следующие различия между ними: *O. schuschaensis* отличается более многочисленными листочками (8—10 пар овальных или продолговато-эллиптических у нижних листьев и 6—8 пар эллиптических или ланцетно-линейных у верхних, а не 4—5 пар линейных листочков), цветом венчика (белый, а не розовый), а также формой боба (боб округлый, а не обратнотреугольный, как у *O. takhtajanii*).

Итак, кроме устойчивости морфологических отличий *O. takhtajanii*, а также установленной А. В. Данченко консортивной связи с новым видом бабочки-голубянки, третьим, весьма существенным аргументом в пользу видового статуса этого таксона является фенология цветения, начинающегося в относительно поздние сроки. Смещение фазы цветения в цикле развития сезонной расы снижает уровень панмиксических контактов в популяции и обеспечивает репродуктивный барьер, способствуя возникновению нового вида. Аналогичный процесс видообразования был прослежен нами при изучении систематики астрагалов секции *Onobrychoidei* DC. Примером его является дивергенция 2 близкородственных видов, приуроченных к разным элементам вертикальной поясности. *Astragalus conspicuus* Boriss., обитающий в полынно-эфемеровых и гипсоносных солянковых пустынях в долине Аракса, на высоте 700—1000 м над ур. м., начинает цветение в начале мая, тогда как *A. hajastanus* Grossh. — эндемик известняков и травертинов Даралагезского хребта, обитающий на высоте 1000—1600 м над ур. м., в условиях сухого горно-степного пояса с поздним летом (морозы в мае), образует побеги лишь в начале июня, цветет в середине июля, а зрелые семена дает лишь в сентябре (Сытин, 1992).

Сходной с *A. hajastanus* Grossh. приуроченностью к среднегорному поясу обладает и *Onobrychis takhtajanii*, а ареалы обоих видов лежат в пределах Вайкского округа Атропатенской флористической подпровинции (в понимании А. Л. Тахтаджяна, 1972), что подтверждает значимость этой фитохории как активного очага неоэндемизма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаева О. Д. Новый вид рода *Onobrychis* из Карабаха Азербайджанской ССР // Учен. зап. Азербайджан. ун-та. Сер. биол. наук. 1967. № 4. С. 54—58.

Аскеров А. М., Абдуллаева И. К. Типовые образцы таксонов сосудистых растеиий, храиящихся в Баку (BAK), I // Новости сист. высш. раст. Т. 26. Л., 1989. С. 172—178.

Сытин А. К. О полиморфизме, дискретиости и критериях вида у астрагалов (*Astragalus*, *Fabaceae*) // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 123—132.

Тахтаджян А. Л. Ботанико-географический очерк Араратской котловины // Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. С. 7—37.

Хинтибидзе Л. С. Кавказские представители рода *Onobrychis* секции *Eubrychis* DC. // Тр. Тбилисского бот. института. 1960. Сер. А. Вып. 3. 118 с.

Ботаническнй ннстнтут
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 XI 1999

SUMMARY

A new species *Onobrichis takhtajanii* (*Fabaceae*) from Armenia is described. It is an endemic of the Atropatene floristic subprovince.

УДК 582.682.6

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© М. А. Михайлова

К СИСТЕМАТИКЕ СЕКЦИИ *OREOCAPNOS* РОДА *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*)

M. A. MIKHAILOVA. A CONTRIBUTION TO THE SYSTEMATICS OF THE SECTION *OREOCAPNOS* (*CORYDALIS*, *FUMARIACEAE*)

Приведены описания секцнн *Oreocapnos* и нового для науки вида из Монголии, даны конспект и ключ для определения 3 видов хохлаток. Сообщаются данные по типнфикации и географическому распространенню.

Ключевые слова: снстематика, *Corydalis*, Алтай, Монголия.

Sect. Oreocapnos M. Pop. ex Mikhailova sect. nov.; М. Поп. 1937, Фл. СССР, 7 : 699, descr. ross.

Herbae perennes, rhizomate brevissimo, radiculas adventitias firmas fasciculatas emittente, apice foliis squamiformibus magnis (ad 15 mm longis) triangularibus exterioribus paleaceis obsito. Semina parva caruncula paula eminentiae vix conspicuae affixa praedita.

Typus: *C. inconspicua* Bunge.

Многолетние травянистые растения с очень коротким корневищем, дающим пучок придаточных корешков; на верхушке корневища сидят крупные (до 15 мм дл.) треугольные чешуевидные листья, из которых наружные — пленчатые. Семена мелкие, с едва заметным выростом, к которому прикрепляется маленькая карункула.

Тип: *C. inconspicua* Bunge

К секции относятся 3 близкородственных вида, произрастающих в России, Средней Азии и Монголии.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *OREOCAPNOS*

1. Венчик желтый; коробочка линейная с 1 рядом семян; плодоножки 20—35 мм дл. . . . *C. philippi.*
+ Венчик розово-фиолетовый или розовый с желтыми пятнами; коробочка узкоэллиптическая с двумя рядами семян; плодоножки 7—15 мм дл. . . . . 2.
2. Венчик розовый с желтыми пятнами. Шпорец верхнего наружного лепестка равен половине нижнего наружного лепестка . . . . *C. inconspicua.*
+ Венчик розово-фиолетовый. Шпорец верхнего наружного лепестка почти равен нижнему наружному лепестку . . . . *C. tenella.*

1. *C. inconspicua* Bunge, 1841, in Ledeb. Fl. Ross. 1, 1 : 104, Н. Буш, 1913, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 1 : 50; Крыл. 1931, Фл. Зап. Сиб. 6 : 1247; М. Поп. 1937, Фл. СССР, 7 : 699; Груб. 1982, Опред. сосуд. раст. Монг. : 118; Пешкова, 1984, Фл. Сиб. 7 : 37; Губанов, 1996, Консп. фл. Внешн. Монг. : 52. — Ic.: Груб. 1982, l. c.: рис. 57.

Описан из бассейна р. Чуи.

Lectotypus (Mikhailova, h. l.) : Flor. orient. altaica, 1839 — «*Corydalis inconspicua* (mihi) Bunge. Suppl. alter» (LE!, iso (3) — LE!).

По протологу: «Hab. in altibus Altaicis contra ostium fl. Tschegau ad Tschujam! (Bunge in litt.)».

Растет на влажных мелкощебнистых осыпях в среднем поясе гор.

Россия: Зап. (долина р. Чуи), Вост. (Саяны) Сибирь; Монголия (хр. Монгольский Алтай).

Исследованные образцы. Монголия. Оз. Косоголь, Западно-Косогольский голец у Лисдархая, альпийская степь, среди известняков, 9 VII 1902, В. Комаров; Зап. Монголия, истоки р. Бузакуль, альпийская тундра и россыпи, 11 VII 1906, В. Сапожников; Кобдосский аймак, Цэцэг-сомон, гора Цаст-Богдо-Ула, ущелье, склоны скалы, № 1049, 28 VII 1975, О. Журба. **Россия.** Алтай, отроги Курайского хр. против устья Чеган-Узуна, каменистая альпийская тундра, 10 VII 1903, П. Крылов; Вост. Саян, хр. Пограничный, истоки р. Забита, на осыпи в гольцовом поясе, 2350 м над ур. м., 27 VI 1959, Л. Малышев, Пежемский; Вост. Саян, хр. Окинский, урочище Мольто, в гольцовом поясе, на щебнистой известковой осыпи, 2260 м над ур. м., 12 VIII 1960, Л. Малышев; хр. Чихачева, каменистые осыпи, 2500 м над ур. м., 25 VII 1981, А. Макеев; там же, зап. склон хр. Кожомо, в долине левого притока р. Бугузун, 40°55′ с. ш., 89°15′ в. д., мелкощебнистая осыпь, 2500 м над ур. м., 13 VIII 1981, А. Макеев, В. Ханминчун; там же, урочище Гуерык, 50°5′ с. ш., 88°20′ в. д., осыпи кристаллических сланцев, 2900 м над ур. м., 26, 30 VI 1982, М. Данилов, В. Доронькин; Зап. отроги хр. Чихачева, в 10 км к востоку от пос. Кокоря, 40°55′ с. ш., 87°07′ в. д., влажная каменистая осыпь, 2200 м над ур. м., 11 VI 1990, М. Михайлова.

2. *C. tenella* Kat. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 143, М. Поп. 1937, Фл. СССР, 7 : 700; Пазий, 1974, Опред. раст. Средн. Азии, 4 : 23. — *C. kareliana* G. Pritz. 1843, in Walp. Repert. Bot. Syst. 2 : 750. — *C. capnoides* (L.) Pers. var. *tenella* B. Fedtsch. 1903, Acta Horti Petropol. 28 : 151.

Описан с Джунгарского Алатау.

Holotypus: «Enum. 1841, № 60» (LE!).

По протологу: «... in glareosis summarum alpinum Alatau, ad scaturigines nivibus deliquascentibus formata. Fl. Julio».

Исследованные образцы. Памир, р. Мургаб, 1892, П. Назаров; Ферганская обл., северный склон, около ледника Щуровского, 3000—4000 м над ур. м., в тенистом углублении между скал, № 190, 30 VII 1912, В. Бородин; Семиреченская обл., Пржевальский уезд, перевал Тюз, альпийская каменистая россыпь, 31 VII 1912, В. Сапожников, Б. Шишкин; там же, пер. Чакыр-корум, южный склон скалы, 25 VII 1913; там же, у р. Джууку, верховье, скалы 6 VIII 1913, В. Сапожников; Памир, среднее течение р. Чечектинки, в трещинах скал северного склона, 4100 м над ур. м., 5 VIII 1951, К. Станюкович; там же, р. Чечекты, гора Мукор, близ вершины, в скалах северо-восточной экспозиции, 4700 м над ур. м., № 12427, 6 VIII 1961; р. Чечекты, правый берег, в 2 км выше Большого Камня, в скалах, северная экспозиция, 4800 м над ур. м., № 14614, 14 VIII 1962, С. Икоников; Восточный Тянь-Шань, хр. Терскей Алатау, восточная часть, левый приток р. Куймо, верховья р. Моло, 3200 м над ур. м., 9 VII 1980, А. Крейцберг; Центральный Тянь-Шань, хр. Боркогдай, пер. Ашу-Су, 4180 м, 17 VII 1984, А. Крейцберг.

3. C. philippi Mikhailova sp. nov. — Planta perennis 20—25 cm alt., rhizomate brevissimo, radices adventitias fasciculatas emittente apice foliis squamiformibus 15 mm lg., 4 mm lt., interioribus carnosis, exterioribus paleaceis coronato. Caules recti, tenues, 1.0—1.5 mm in diam. Folia biternata, tenuia, subtus glaucescentla, radicalia breve petiolata, 11—15 cm lg., sub inflorescentia disposita. Inflorescentiae simplices, racemosea, solitariae vel binae 7—9-florae. Bracteae herbaceae, interiores obovatae apice palmatisectae, superiores ellipticae integerrimae. Pedicelli 6—7 mm lg., fructiferi elongati, ad 15—35 mm lg. Sepala paleacea, irregularia, margine palmatifida. Corolla flava, 11—13 mm lg., pedicelli insertione 1.5 mm lt.; calcari petali superioris externi angustum reflexum 5—6 mm lg., 1 mm lt. Capsulae anguste lineares 12—16 mm lg., 1.5—2.0 mm lt. (seminibus uniseriatis) nutantes, pedicellis sursum directis subappressae. Stylus persistens 2.0—2.5 mm lg. Semina orbicularia nigra, nitida superficie subreticulata, 1.5 mm in diam., caruncula fimbriatim incisa.

Typus (holotypus): «Mongolia austro=occidentalis, Songaria, declivitas generalis jugi Baitag-Bogdo, regiones silvestris et altimontana angustiarum Budup-Chargaityn-gol, 15 km ad orientem a custodia Baitag-Bogdo ditionis Kobdo, N 2759, 1 VIII 1988, I. Gubanov, R. Kamelin, A. Budantzev, E. Ganbold, Sch. Dariima» (LE).

Affinitas. A *C. inconspicua* Bunge et *C. tenella* Kar. et Kir. corolla unicolore flava (nec roseo-lilacina flavo-maculata), capsula lineari, 13—15 mm lg., seminibus uniseriatis (nec anguste elliptica 8—11 mm lg., seminibus biseriatis) nec non pedicellis fructiferis 20—35 mm lg. (nec 7—15 mm lg.) differt.

Многолетнее травянистое растение, 20—25 см выс., с очень коротким корневищем, дающим пучок придаточных корней; на верхушке корневища сидят чешуевидные листья 15 мм дл., 4 мм шир., внутренние — мясистые, наружные — пленчатые. Стебли прямые, тонкие, 1.0—1.5 мм в диам. Листья дважды тройчатые, тонкие, с нижней стороны сизоватые, прикорневые — на тонких черешках, 11—15 см дл.; стеблевые листья расположены на верхушке стебля у соцветия. Соцветие простое, кистевидное, одно или два с 7—9 цветками. Прицветники травянистые, нижние — обратнояйцевидные, на верхушке пальчато-рассеченные, верхние эллиптические, цельнокрайные. Цветоножки 6—7 мм дл., при плодах удлиняющиеся до 15—35 мм дл.

Чашелистики пленчатые, неправильной формы, по краю пальчато-надрезанные. Венчик желтый, 11—13 мм дл., в месте прикрепления цветоножки 1.5 мм шир.; шпорец верхнего наружного лепестка узкий, загнутый вниз, 5—6 мм дл., 1 мм шир. Коробочки узколинейные, 12—16 мм дл., 1.5—2.0 мм шир. (с одним рядом семян), поникающие, почти прижатые к вверх направленным плодоножкам. Столбик неопадающий, 2.0—2.5 мм дл. Семена округлые, черные, блестящие, со слабосетчатой поверхностью, 1.5 мм в диам.; карункула бахромчато надрезанная.

Тип: «Юго-Западная Монголия. Джунгария. Северный макросклон хр. Байтаг-Богдо. Лесной и высокогорный пояса ущ. Будуп-Харгайтын-гол в 15 км па восток от заставы Байтаг-Богдо Кобдоского аймака, № 2759, 1 VIII 1988, И. Губанов, Р. Камелин, А. Буданцев, Э. Ганболд, Ш. Дариима» (LE).

Родство. От *C. inconspicua* Bunge и *C. tenella* Kar. et Kir. отличается желтым одноцветным венчиком (а не розово-лиловым с желтыми пятнами), линейной коробочкой 13—15 мм дл. с одним рядом семян (а не узкоэллиптической 8—11 мм дл. с двумя рядами семян), а также длиной плодоножек — 20—35 мм дл. (а не 7—15 мм дл.).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 I 2000

УДК 582.683.2 (479) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© В. И. Дорофеев

РОД *ERUCASTRUM* (*BRASSICACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

V. I. DOROFEYEV. GENUS *ERUCASTRUM* (*BRASSICACEAE*) IN CAUCASIAN FLORA

Род *Erucastrum* (триба *Brassiceae*) во флоре Кавказа представлен 3 видами. *E. armoracioides* распространен практически повсеместно, *E. cretaceum* обнаружен только в северных районах, а *E. takhtajanii* sp. nov. является эндемиком Южного Закавказья.

Ключевые слова: *Erucastrum*, флора, Кавказ, новый вид.

Род *Erucastrum* C. Presl. (рогачка) принадлежит трибе *Brassiceae*. Основными признаками трибы являются наличие носика и очень своеобразные семена со складчатыми зародышевыми семядолями. Виды рода не имеют хорошо выраженного носика, кроме того, плоды многих из них располагаются на крупных карпофорах. Подобное строение плода указывает на несколько обособленное положение рода в пределах трибы. Вероятно, он относится к числу самых древних ее представителей.

Кавказ в современную эпоху, очевидно, является одним из центров видового разнообразия рода *Erucastrum*. Особое морфологическое разнообразие видов рода наблюдается внутри группы родства *E. armoracioides*. В пределах этой группы находятся и все кавказские представители рода.

Тесные генетические связи кавказских представителей рода несомненны. Об этом говорит прежде всего морфология, благодаря которой четко выделяется группа, состоящая из 3 довольно близких видов: *E. takhtajanii*, *E. armoracioides* и *E. cretaceum*. Из них *E. takhtajanii* находится в очень близком родстве с *E. armoracioides* и является, по всей видимости, наиболее древним во флоре Кавказа.

Конспект подготовлен по результатам исследования коллекций LE, MW и MHA. Распространение видов указывается по предложенному для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991) районированию.

Erucastrum

C. Presl, 1826, Fl. Sic. 1 : 92

Lectotypus (Moire, 1965 : 204): *E. virgatum* (J. et C. Presl) C. Presl.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Розеточные и нижние стеблевые листья от перистолопастных до перистораздельных . . . 3. *E. cretaceum*.
+ Розеточные и нижние стеблевые листья цельные, зубчатые или городчатые . . . . 2.
2. Растения голые, иногда основание стебля несет щетинистые волоски . . . . . 2. *E. armoracioides*.
+ Листья, основание стебля, цветоножки и чашелистики густо покрыты хорошо заметными, торчащими волосками . . . . 1. *E. takhtajanii*.

1. E. takhtajanii V. I. Dorof. sp. nov.

Herba perennis. Caulis erectus, ramosus, 30—40 cm alt., una cum pedicelli foliisque pilis setosis obtectus. Folia dentato-crenata, inferna petiolata, supera sessilia. Pedicelli fructiferi subrecti, 4—12 mm lg. Sepala 4.0—5.5 mm lg. Petala flava 6—7 mm lg., limbo ovali. Siliquae lineares, 23—40 × 1.5—2.0 mm, styli 1.5—2.5 mm lg., valvae tuberculatae. Semina 0.9—1.3 mm lg., globosa.

Typus: «Armjanskaja RSS, distr. Artashat, in adjacentibus pagi Juva, decliva sicca, 25 VIII 1966, A. Takhtajan, T. Popova» (LE, cum isotypo!).

Affinitas: Species haec *E. armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet affinis est, a quo pilis setosis densis optime distinguitur.

Paratypi: Armjanskaja RSS, in adjacentibus urbis Erevan, pag. Sovetashen, in clivis argillosis, 17 VI 1957, S. Kharkevich (LE!); Armenia, reservatum Khosrov, alt. 2200 m s. m., in schistosis siccis, 28 VI 1996, A. Danchenko (LE!).

Species in honorem acad. cl. Armenii Takhtajanii nonagenarii nominantur.

Многолетние травянистые растения 30—40 см выс., все части которых (за исключением верхней части стебля, стручков и лепестков) покрыты жесткими торчащими простыми волосками. Стебель прямой с широко расставленными многочисленными цветущими и плодоносящими боковыми ветвями. Розеточные и стеблевые листья со сбегающей листовой пластинкой на более или менее выраженных, иногда частично крылатых черешках. Листовая пластинка узкоэллиптическая или ланцетная с крупнозубчатым или городчатым краем. Терминальное и боковые соцветия многоцветковые. Цветки желтые. Чашелистики 4.0—5.5 мм дл. Лепестки 6—7 мм дл. с эллиптическим отгибом и более или менее выраженным ноготком. Плод — стручок, 23—40 мм дл. и по 1.5—2.0 мм шир., расположен на хорошо выраженном карпофоре 2—5 мм дл. Плодоножки косо вверх направлены или почти перпендикулярно оси соцветия расположены, 4—12 мм дл. Створки бугорчатые от проступающих семян. Столбики 1.5—2.5 мм дл. Семена 0.9—1.3 мм в диам., почти шаровидные.

Тип: «Армянская ССР, Арташатский р-н, окр. с. Юва, сухие склоны у травертин, 25 VIII 1966, А. Тахтаджян, Т. Попова» (LE!).

Родство: Описанный вид достаточно близок *E. armoracioides*, от которого хорошо отличается наличием густого опушения из оттопыренных простых волосков.

Паратипы: Армянская ССР, окр. г. Ереван, село Советашен, на глинистом склоне, среди камней, часто, 17 VI 1957, С. Харкевич (LE!); Армения, заповедник Хосров, верхний кордон, сухая осыпь, 28 VI 1996, А. Данченко (LE!).

ЮЗ: Ерев.

Эндемик.

Вид назван в честь академика РАН Армена Леоновича Тахтаджяна в связи с его замечательным юбилеем.

Ареал данного эндемичного для флоры Кавказа вида принадлежит пока только Армении. От двух других видов он хорошо отличается опушением. Его листья, основание стебля, цветоножки и чашелистики покрыты довольно крупными, хорошо заметными, торчащими, простыми волосками. Два других вида если и имеют опушение, то оно локализовано только в основании стебля. Все же остальные части растения голые.

2. *E. armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet, 1902, Bull. Soc. Vand. Sci. Nat. : 333. — *Brassica armoracioides* Czern. ex Turcz. 1854, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27, 2, 4 : 311. — *B. elongata* auct. non Ehrh.: Синск. 1939, Фл. СССР, 8 : 464.

Описан с Украины: «in districtu Starobielskensi».

ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. ОС.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек.; ЮЗ: Ерев., Севан, Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Атл., Центр., Южн., Вост., Европа; Сев., Юго-Зап. (Сирия, Турция, Иран), Средн. Азия; Северная Америка (заносное); Австралия (заносное).

Один из самых широко распространенных видов рода. Довольно часто *E. armoracioides* рассматривается в составе очень гетерогенного рода *Brassica* (Синская, 1939; Гроссгейм, 1950; Nyarady, 1955; Heywood, 1964; Hedge, 1968; Rollins, 1993), что, на мой взгляд, не очень оправдано, в особенности если учесть общую мировую практику выделения в трибе *Brassiceae* достаточно мелких родов.

Из этой группы родства существует целый ряд близких видов в составе рода *Brassica*, которые требуют выделения в самостоятельный таксон родового ранга. Например, по сходному строению плода виды *B. deflexa* и *B. deserti* следует рассматривать в пределах рода *Erucastrum*.

Erucastrum deflexum (Boiss.) V. I. Dorof. comb. nov. — *Brassica deflexa* Boiss. 1842, Ann. Sci. Nat. Ser. 2, 17 : 87 (Сирия, Иран, Ирак, Афганистан).

E. deserti (Danin et Hedge) V. I. Dorof. comb. nov. — *Brassica deserti* Danin et Hedge, 1973, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 32, 21 : 259 (п-ов Синай).

3. *E. cretaceum* Kotov, 1939, Журн. Інст. бот. АН УРСР, 21-22 (29-30) : 237. — *Brassica elongata* Ehrh. var. *pinnatifida* Schmalh. 1895, Фл. Ср. Южн. России, Крыма, Сев. Кавк. 1 : 80, descr. ross.

Описан с Украины. Тип: «Ucr. SSR, prov. Voroschilovgrad, distr. Lissiczansk, in cretaceis prope pagum Bjelogorovka, 11 IX 1936, M. Kotov» (CWU).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., ЦК: В. Кум, ВК: В. Сулак.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Вост. (Украина, Россия) Европа; Северная Америка (Канада: заносное).

М. И. Котов при описании данного вида в том числе ссылается на материалы И. Шмальгаузена (1895). Шмальгаузен для флоры России впервые выделил особую расу с перисторассеченными листьями. Растения с рассеченными или раздельными листьями, произрастающие в степной зоне России и Украины, несколько отличаются от кавказских более мелкими размерами и более тонкими частями листа. В этом отношении кавказские растения несколько напоминают *E. elongatum* (Ehrh.) Reichenb., у которого также перисторассеченные или перистолопастные листья.

На территории Кавказа, особенно в северных районах Предкавказья, возможно нахождение *E. gallicum* (Willd.) O. E. Schulz.

Статья выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49198).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1950. Т. 4. 333 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Синская Е. Н. Род 649. Капуста — *Brassica* L. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 459—466.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1895. Т. 1. 468 с.

Hedge J. Tribus *Brassiceae* // Flora Iranica. Austria, Graz, 1968. Lfg. 57. S. 33—61.

Heywood V. H. 88. *Brassica* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 335—339.

Moire R. Flora de l'Afrique du Nord. Paris, 1965. Vol. 12. 407 p.

Nyarady E. I. Fam. 36. *Cruciferae* B. Juss. // Fl. Rep. Pop. Romine. Romine, 1955. Vol. 3. P. 102—501.

Rollins R. C. The *Cruciferae* of Continental North America. California, 1993. 976 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 III 2000

SUMMARY

The genus *Erucastrum* is represented by 3 species in Caucasian flora: *E. takhtajanii* V. I. Dorof. sp. nov. — an endemic of the Caucasian flora, *E. armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet, and *E. cretaceum* Kotov. New members of the genus are *E. deflexum* (Boiss.) V. I. Dorof. comb. nov. and *E. deserti* (Danin et Hedge) V. I. Dorof. comb. nov.

УДК 582.572.2 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 7

© И. Г. Левичев

НОВЫЙ ВИД РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*)

I. G. LEVICHEV. A NEW *SPECIES* OF GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*)

Приведено описание и изображение *Gagea takhtajanii*.

Ключевые слова: новый вид, *Gagea*.

Gagea takhtajanii Levichev sp. nov. (sect. *Platyspermum* Boiss.).

Plantae minutae graciles 7—15 cm altae solitariae vel pauce aggregatae. Bulbus 5—9 mm in diam., guttiformis, bulbillis nullis, tunicis tenuiter coriaceis fuscis, in collum breve fibrillosum continuatis tectus. Bulbus exemplaris juvenilis ad 5 mm in diam., oblique elongato-guttiformis, bulbillo solitario. Pedunculus 3—5 (7) cm longus, sectione sexangularis (lateribus latioribus abaxialibus), a latere bulbi succedanei oriundus. Folium radicale solitarium, inflorescentiam superans, 1.0—1.5 mm latum, anguste lineare, sectione quinquangulare, supra vix canaliculatum. Flora caulina verticillata; inferius inflorescentiam sesqui vel duplo superans, 2—3 mm latum, anguste lanceolatum, sensim longe attenuatum, sectione plane canaliculatum, subtus triverve, nervis eminentibus; sequentia linearia, decrescentia, margine sparse rigide pilosa. Flores 2—3 (4) in inflorescentiam congesti, pedicellis inaequilongis. Perianthii phylla 10—15 (26) mm longa, 1—2 mm lata, apice attenuata, albo-marginata, intus, alba (pallidule viridulo-alba), extus viridia, post anthesin 1.5—2.0-plo longiora, exteriora interioribus ad 1.5—3.0 mm longiora, acutata, lanceolato-linearia, interiora acutata, anguste linearia. Antherae atropurpureae, oblongae, 5 mm longae, dehiscentes oblonge-subglobosae, 2.0—2.5 mm longae. Ovarium anguste ellipticum, sessile. Capsula perianthio sesqui brevior, elliptica. Semina rubro-fusca, orbiculari-triangularia, plana. (Figure).

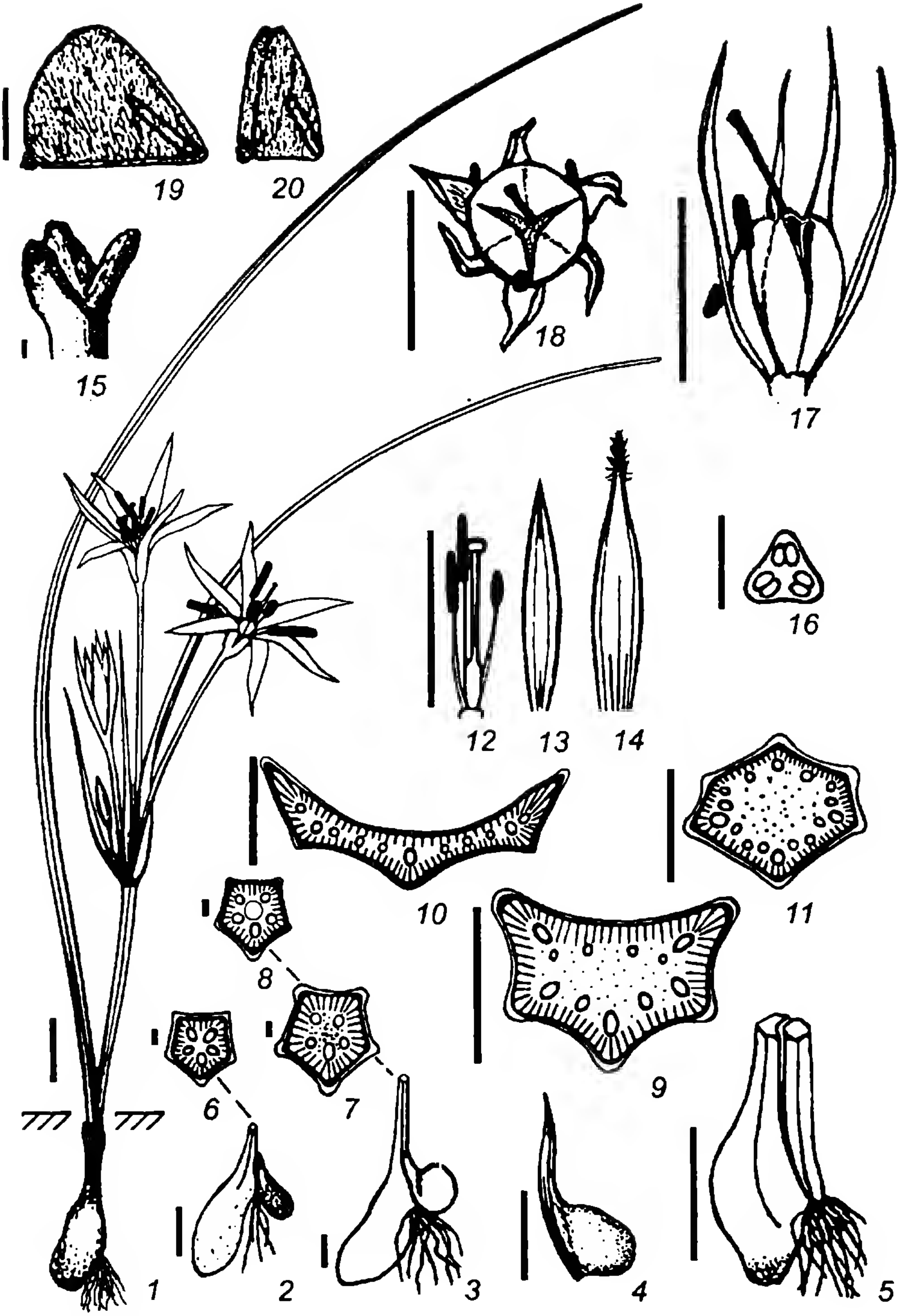
Typus: «E bulbis anno 1980 in systema fl. Surchandarja lectis enata: Uzbekistan, regio Surchandarja, in vicinitate pag. Sary Assia, vallis fl. Tupalang, depositiones alluviales siccae, 9 III 1981, I. Levichev» (LE).

Affinitas: A *G. pseudoreticulata* Vved. antheris purpureis, a *G. kamelinii* Levichev bulbillo solitario, a speciebus omnibus sect. *Platyspermi* parianthii phyllis albis differt.

Habitat in planitiebus submontanis in systemate fluvii Surchandarja (Uzbekistan, Tadzhikistan).

Species in honorem botanici contemporanei academici cl. A. L. Takhtajanii dedicatur.

Мелкие, изящные, 7—15 см выс., одиночные или встречающиеся в немногочисленных группах растения. Луковица 5—9 мм в диам., каплевидная, без луковичек, покрыта бурыми тонкокожистыми, продолженными в короткую мочалящуюся шейку оболочками. Луковица ювенильной особи до 5 мм в диам., удлиненно косокаплевидная с одиночной вегетативной луковичкой. Цветонос 3—5 (7) см дл., на срезе 6-угольный (более широкие грани расположены абаксиально), выходит сбоку замещающей луковицы. Прикорневой лист одиночный, превышает соцветие, 1.0—1.5 мм шир., узколинейный, на срезе 5-гранный, сверху слегка желобчатый. Стеблевые листья мутовчатые, нижний превышает соцветие в 1.5—2.0 раза, 2—3 мм шир., узколанцетный, постепенно и длинно оттянутый, на срезе плоско-желобчатый с 3 выступающими снизу жилками, последующие линейные, уменьшающиеся, по краю опушены редкими жесткими волосками. Цветки в 2—3 (4) -цветковом соцветии на цветоножках разной длины. Листочки околоцветника 10—15 (26) мм дл., 1—2 мм шир., на верхушке оттянутые, белоокаймленные, с внутренней стороны белые (бледновато-зеленовато-белые), снаружи зеленые, после отцветания удлиняются в 1.5—2.0 раза, наружные на 1.5—3.0 мм длиннее внутренних, заостренно ланцетно-линейные, внутренние заостренно узколинейные. Пыльники темно-пурпуровые, продолговатые, 5 мм дл., вскрывшиеся — продолговато-округлые, 2.0—2.5 мм дл. Завязь узкоэллиптическая, сидячая. Коробочка в 1.5—2.0 раза короче околоцветника, эллиптическая. Семена красно-бурые, округло-треугольные, плоские (см. рисунок).



Gagea takhtajanii.

1 — общий вид, *2* — луковица с вегетативной луковичкой 2-летнего семенного экземпляра, *3* — луковица с луковичкой 3—4-летнего ювенильного экземпляра, *4* — вегетативная луковичка, *5* — луковица генеративного экземпляра (*2*, *3*, *5* — оболочки удалены); поперечные срезы: *6—8* — прикорневого листа ювенильных растений (*8* — срез верхней части, присутствует полость); *9* — прикорневого листа генеративной особи, *10* — нижнего стеблевого листа, *11* — цветоноса, *12* — завязь, тычинки (правый пыльник вскрывшийся) и пестик; листочки околоцветника: *13* — внутренний, *14* — наружный; *15* — рыльце (в конце цветения); *16* — поперечный срез завязи; зрелая коробочка: *17* — вид сбоку, *18* — вид сверху; семя: *19* — вид сбоку (халазиальная часть слева), *20* — вид со стороны халазиальной части. Масштабная линейка: *1*, *5*, *12—14*, *17*, *18* — 1 см; *2—4*, *9—11*, *16*, *19*, *20* — 1 мм; *6—8*, *15* — 0.1 мм.

Тип: «Выращен из луковиц, собрнных в 1980 г. в бассейне р. Сурхандарья. Узбекистан, Сурхандарьинская обл., окрестности пос. Сары Ассия, долина р. Тупаланг, сухие аллювиальные отложения; 9 III 1981, И. Левичев» (LE).

От *G. pseudoreticulata* Vved. отличается темно-пурпуровыми пыльниками, от *G. kamelinii* Levichev — одиночной вегетативной луковичкой, от всех представителей sect. *Platyspermum* — белыми листочками околоцветника.

Растет по подгорным равнинам бассейна р. Сурхандарья (Узбекистан, Таджикистан).

Вид назван в честь выдающегося современного ботаника академика А. Л. Тахтаджяна.

Примечание. Длина пыльников после их раскрытия уменьшается вдвое — с 5 до 2.0—2.5 мм. При этом линейно-продолговатая форма сменяется на овальную. Подобная трансформация пыльников обязательна для всех представителей рода. Изменение формы и размеров пыльников прежде не учитывалось при описаниях. Одни авторы указывали размеры выполненных пыльников, другие — вскрывшихся. Это иногда приводило к ошибочному использованию признака длины пыльника при построении определительных ключей, например для разделения *G. afghanica* A. Terrac. и *G. olgae* Regel (Введенский, 1971 : 29). Различать эти виды можно по длине цветоножки первого цветка: у *G. afghanica* цветоножка самая короткая, у *G. olgae* — самая длинная.

Для *G. takhtajanii* свойственна очень редкая для рода особенность — темно-пурпурная окрашенность пыльников. Такая окраска известна еще у *G. kamelinii* Levichev, *G. alexeiana* Kamelin, *G. axialis* Levichev, а более бледная окрашенность иногда (в отдельных популяциях) встречается также у *G. taschkentica* Levichev. После вскрытия пыльника желтые пыльцевые зерна несколько маскируют первоначальный свекольный оттенок, но темно-пурпурная (до темно-фиолетовой в сухом состоянии) окрашенность хорошо сохраняется на гербарных образцах.

Второй редкой особенностью описанного вида является белая, несвойственная роду окрашенность листочков околоцветника. Белый цвет листочков околоцветника известен также для *G. ova* Stapf, *G. delicatula* Vved. и *G. leucantha* M. Pop. et Czug. Последний вид включен в эту группу условно. До сих пор нет документальных подтверждений его существования, тип отсутствует, описание (на русском языке) известно по найденному в единственном экземпляре неполному (без завершающей части и рисунков) оттиску (Чугаева, 1941). Сборник этих трудов, вероятно, не был издан в мае 1941 г. указанным тиражом в 250 экземпляров. Наиболее известна белоцветковость *G. ova*. Молочно-белая окраска листочков околоцветника у этого вида характерна только для молодых особей, у более старых экземпляров цвет околоцветника сменяется на бледно-желтоватый (Левичев, 1990).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род *Gagea* Salisb. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971. Т. 2. С. 27—39.

Левичев И. Г. О возрастной изменчивости и гибридизации у некоторых представителей *Gagea* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 658—667.

Чугаева Г. С. Материалы к флоре Зеравшанской долины. Сем. *Liliaceae*. Лилейные // Тр. Узбек. гос. ун-та. 1941. Нов. сер. № 31. Биол. Вып. 16. С. 1—38. (Отдельный оттиск, неполный).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 XI 1999

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 016 : 58

СПИСОК РАБОТ А. Л. ТАХТАДЖЯНА, ОПУБЛИКОВАННЫХ С 1991 Г.[1]

S. G. ZHILIN. A LIST OF WORKS PUBLISHED BY A. L. TAKHTAJAN FROM 1991

1991. Дарвин и современная теория эволюции // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука. С. 489—522.

Предисловие // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука. С. 5—7. (Совместно с Я. М. Галлом).

Evolutionary trends in flowering plants. New York: Columbia Univ. Press. X. 241 p.

1992. Памяти Артура Кронквиста (1919—1992) // Бот. журн. Т. 77. № 5. С. 90—92.

1994. Six new families of flowering plants // Бот. журн. Т. 79. № 1. С. 96—97.

1995. Предисловие // Флора Армении. Havlickuv Brod // Czech Republic, Koeltz Scientific Books. Т. 9: *Campanulaceae*, *Asteraceae*. С. 5.

Карта: Карта районов флоры Армении // Там же. С. 6.

1996. Валидизация некоторых ранее установленных семейств цветковых растений // Бот. журн. Т. 81. № 2. С. 85—86.

In memory of Arthur Cronquist (1919—1992) // Brittonia. Vol. 48. N 3. P. 376—378.

1997. Александр Александрович Малиновский // Вопросы философии. № 3. С. 158—159. (Совместно с А. И. Воробьевым, В. Н. Садовским, Э. М. Мирским, Б. Г. Юдиным).

Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press. X. 653 p.

1998. Principia tektologica / Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: СПХФА, 1998. 118 с.

1999. Анатомия плода и семени рода *Kaliphora* (*Kaliphoraceae*) в связи с его таксономическим положением // Бот. журн. Т. 84. № 4. С. 1—7. (Совместно с В. И. Трифоновой).

Ботанические наблюдения в прибрежной Албании // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Вып. 12. С. 6—10.

Книги, опубликованные под редакцией А. Л. Тахтаджяна

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Семейства *Aceraceae—Menyanthaceae*. Л.: Наука, **1990**. [Ч. 1]. 509 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айхкорн С. Современная ботаника: В 2 т. М.: Мир, **1990**. Т. 1. 347 с.; Т. 2. 344 с.

---

[1] Списки более ранних трудов см.: *Р. И. Кузьменко, С. Г. Жилин*. Хронологический указатель трудов // Армен Леонович Тахтаджян. Материалы и библиографии ученых СССР. Сер. биол. наук. Ботаника. Вып. 11. С. 30—58; *С. Г. Жилин, В. С. Снигиревская*. Опубликованные работы А. Л. Тахтаджяна начиная с 1982 г. // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 1033—1034.

Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, **1991**. Т. 3: Двудольные: *Caryophyllaceae—Dilleniidae*. 252 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). СПб.: Наука, **1991**. 540 с.

Мир растений: В 7 т. 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, **1991**. Т. 2: Грибы. 478 с.

Сравнительная анатомия семян. СПб.: Наука, **1992**. Т. 4: Двудольные. 446 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. СПб.: Наука, **1993**. [Ч. 2]. 427 с.

Флора Армении. Havlickuv Brod / Czech Republic: Koeltz Scientific Books, **1995**. Т. 9: *Campanulaceae*, *Asteraceae*. 676 с.

Wielgorskaya T. Dictionary of generic names of seed plants. New York: Columbia Univ. Press, **1995**. VI, 570 p.

Сравнительная анатомия семян. СПб.: Мир и семья. **1996**. Т. 5: Двудольные. *Rosidae* I. 512 с.

© С. Г. Жилин

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 III 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 7)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Bracteocarpaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 60
Corneria A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **gen.nov.** 61
C. comosa (Corner) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. cornwalliana (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. elata (Roxb.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. ericoidea (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. gibbsii (Stapf.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. gracile (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. leptophylla (Wassch.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. magna (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. media (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. nausoriense (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. nidula (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov** 62
C. novoguineense (Gibbs) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. pectinata (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. pierrei (Hiek.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. spathoidea (de Laub.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
C. xanthandra (Pilg.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
Corydalis philippi Mikhailova **sp. nov.** 184
Corydalis sect. Oreocapnos M. Pop. ex Mikhailova **sect. nov.** 182
Dacrycarpaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 59
Dacrydiaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 60
Erucastrum deflexum (Boiss.) V. I. Dorof. **comb. nov.** 186
E. deserti (Danin ett Hedge) V. I. Dorof. **comb. nov.** 186
E. takhtajanii V. I. Dorof. **sp. nov.** 185
Falcatifoliaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 61
Falcatifoliales A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **ordo nov.** 61
Gagea takhtajanii Levichev **sp. nov.** 188
Gaussenia A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **gen. nov.** 62
G. guillauminii (Buchh.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
G. lycopodioides (Brongn. et Gris) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 62
Halocarpaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 60
Laubenfelsia A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **gen. nov.** 60
Laubenfelsia vieillardii (Parl. in DC.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** . . 60
Lepidothamnaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 63
Linum nervosum subsp. jailicola (Juz.) Egor. **comb. nov.** 172
L. seljukorum subsp. barsegjanii (Gabrielian et Dittr.) Egor. **comb. nov.** 174
Metadacrydium Baum.-Bodenh. ex Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov **gen. nov.** 62
M. araucarioides (Brongn. et Gris) Baum.-Bodenh. ex Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov
  comb. nov. 62
M. balansae (Brongn. et Gris) Baum-Bodenh. ex Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov
  comb. nov. 63
Microstrobales A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **ordo nov.** 64
Onobrychys takhtajanii Sytin **sp. nov.** 178

Parasitaxaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 61
Parasitaxales A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **ordo nov.** 61
Podocarpopsida Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov **class. nov.** 57
Prumnopityaceae A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **fam. nov.** 58
Prumnopitys utilior (Pilg.) Melikian et A. V. F. Ch. Bobrov **comb. nov.** 58
Stachypitys A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **gen. nov.** 58
S. distichus (Buchh. in Gray et Buchh.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 58
S. ferrugineus (G. Benn. ex D. Don in Lamb.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 58
S. ferruginoides (Compt.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 58
S. ladei (Bailey) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 58
Van-Tieghemia A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **gen. nov.** 58
Van-Tieghemia densifolia (Kunth) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 59
Van-Tieghemia meridense (Buchh. et Gray) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 59
Van-Tieghemia montana (Humb. et Bonpl. ex Willd.) A. V. F. Ch. Bobrov et Melikian **comb. nov.** 59

Ископаемые растения — plantae fossiles

Archaeopteridophyta Snig. **div. nov.** 139
Archaeospermatophyta Snig. **div. nov.** 143

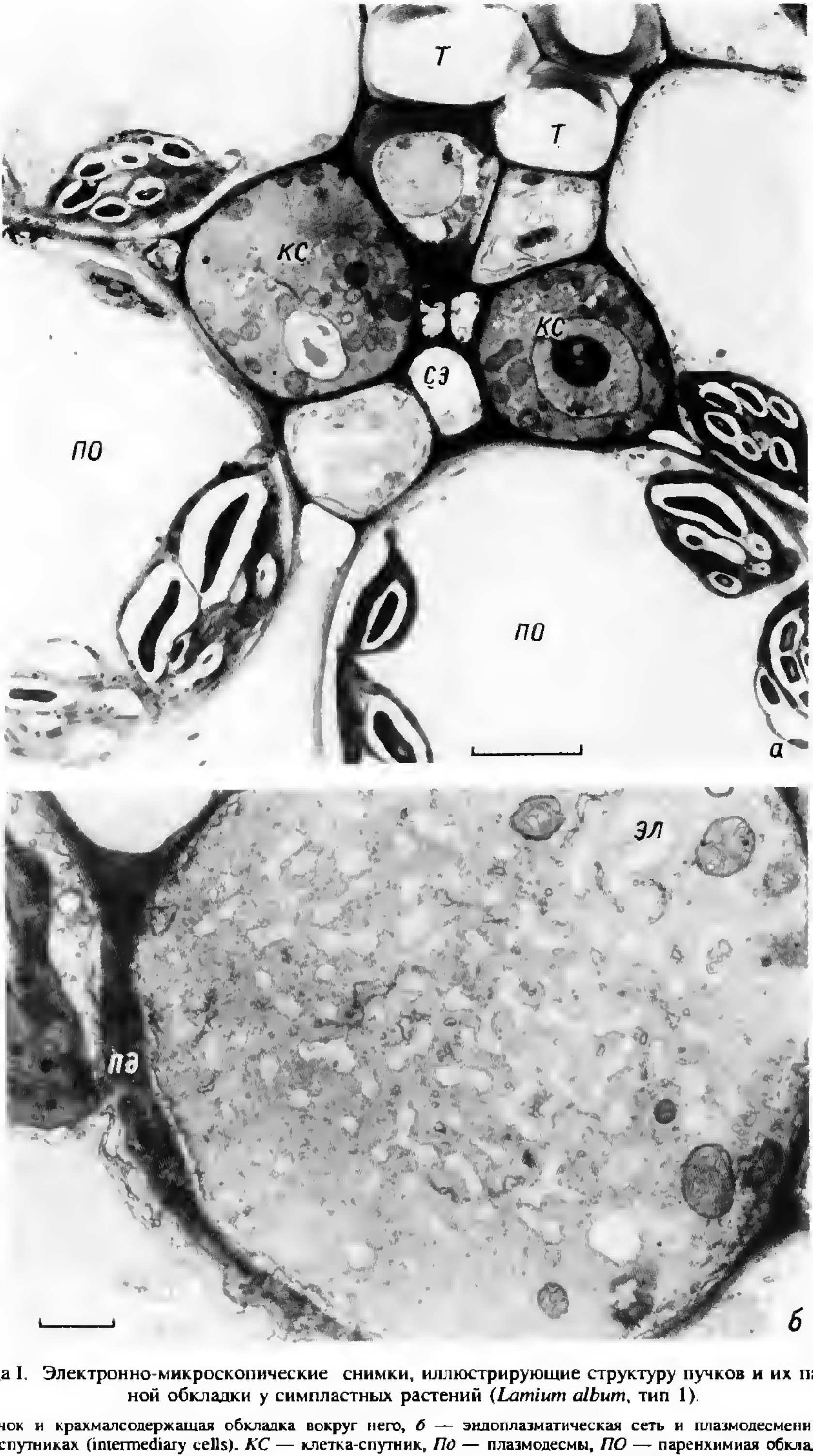


Таблица I. Электронно-микроскопические снимки, иллюстрирующие структуру пучков и их паренхимной обкладки у симпластных растений (*Lamium album*, тип 1).

а — пучок и крахмалсодержащая обкладка вокруг него, *б* — эндоплазматическая сеть и плазмодесменные поля в клетках-спутниках (intermediary cells). *КС* — клетка-спутник, *Пд* — плазмодесмы, *ПО* — паренхимная обкладка, *СЭ* — ситовидный элемент, *Т* — трахеида, *ЭЛ* — эндоплазматический лабиринт. Масштабная линейка: *а* — 10 мкм, *б* — 1 мкм.

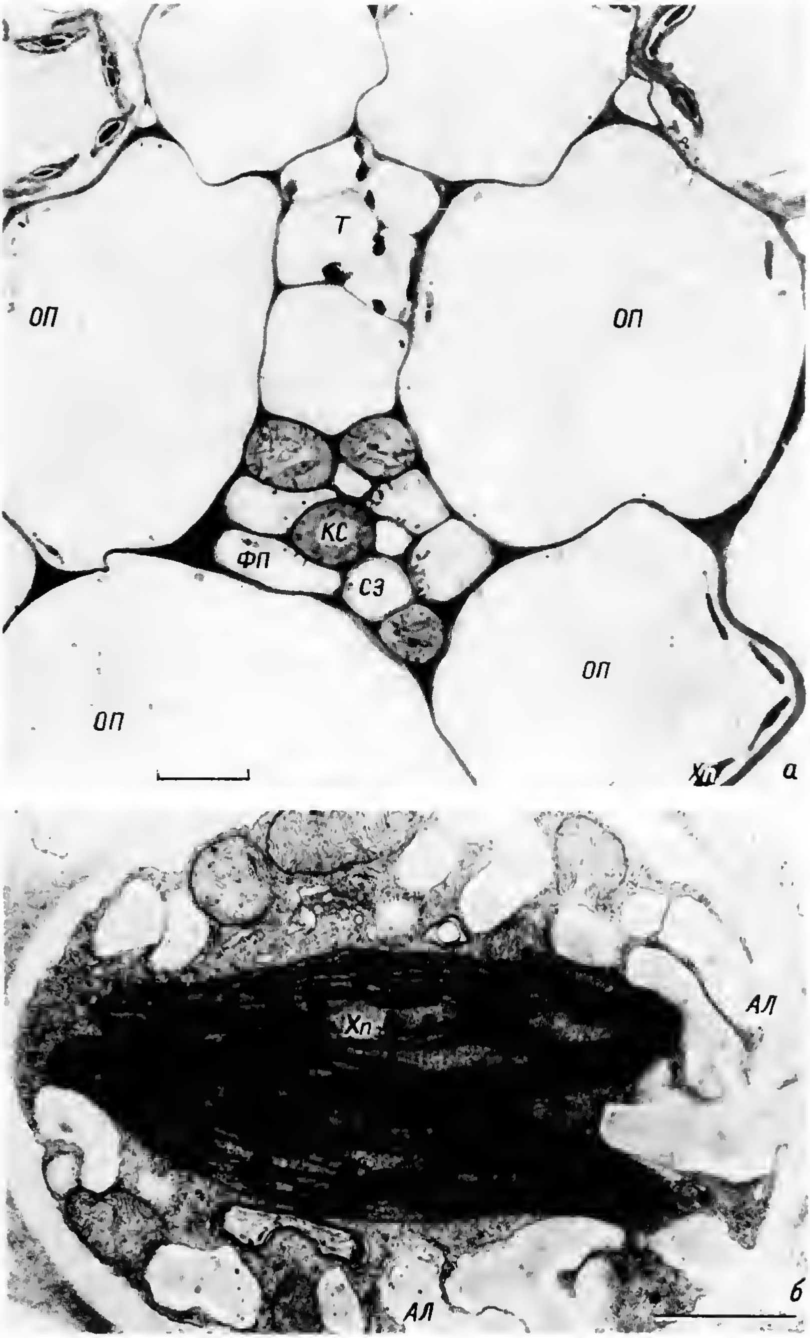


Таблица II. Электронно-микроскопические снимки, иллюстрирующие структуру пучков и околопучковой паренхимы у апопластных растений (*Zinnia elegans*, тип 2).

а — пучок и клетки его околопучковой паренхимы без хлоропластов и крахмала, *б* — апопластный лабиринт из выростов оболочки и хлоропласты в клетках-спутниках (transfer cells). *АЛ* — апопластный лабиринт, *КС* — клетка-спутник, *ОП* — околопучковая паренхима, *СЭ* — ситовидный элемент, *Т* — трахеида, *ФП* — флоэмная паренхима, *Хп* — хлоропласт. Масштабная линейка: *а* — 10 мкм, *б* — 1 мкм.

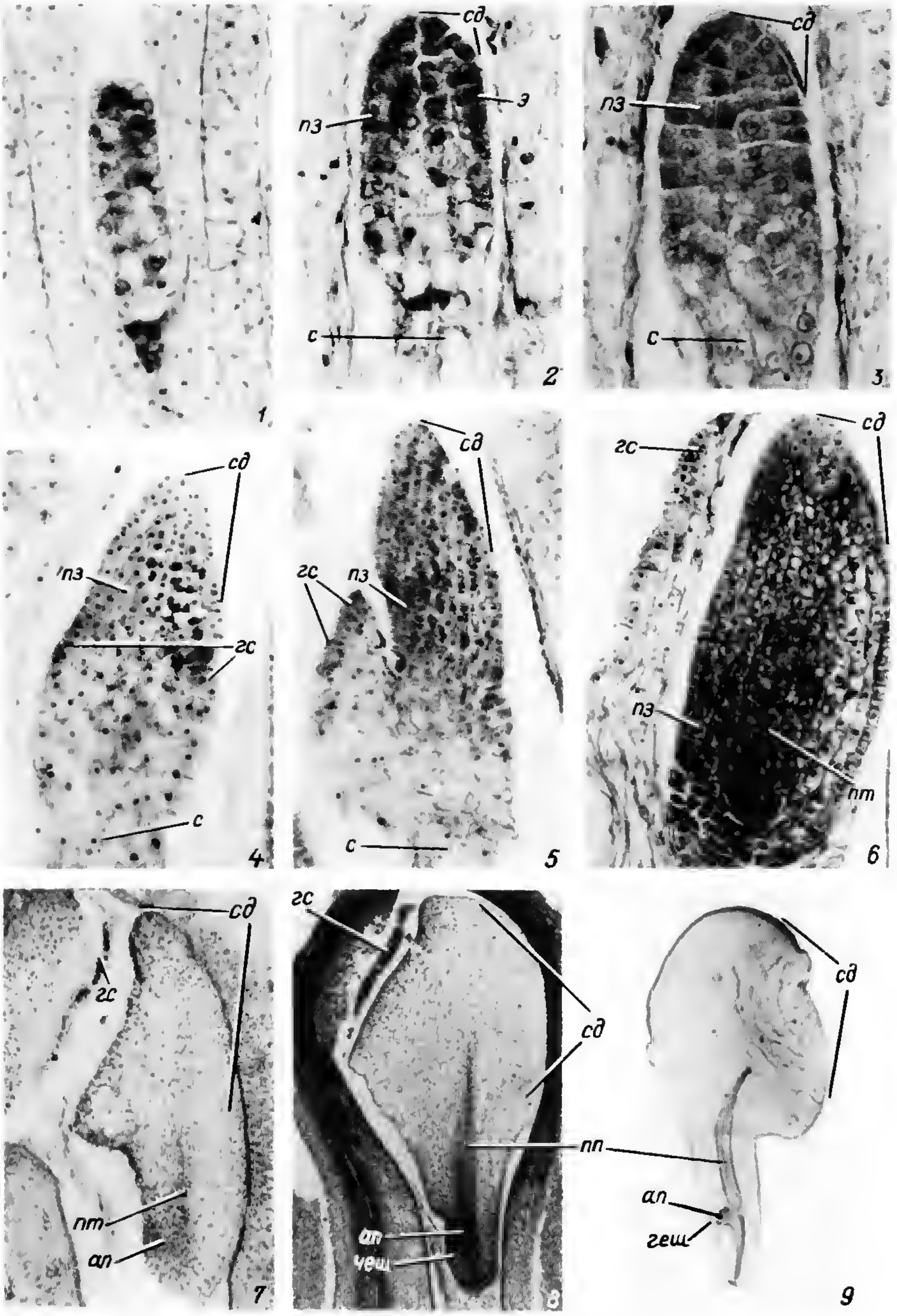


Таблица I. Развитие зародыша *Trapa* (СМ, продольные срезы).

1 — проэмбрио; *2*, *3* — заложение большей семядоли; *4—6* — ее рост и дифференциация на пластинку и черешок; *7*, *8* — заложение меристемы апекса побега (*7*) и чешуевидного органа (*8*); *9* — формирование примордиев листьев на апексе побега. *1—5*, *7* — *T. astrachanica*; *6*, *8*, *9* — *T. manshurica*. *ап* — апекс побега, *бп* — боковая почечка, *гс* — гаусторий суспензора, *пз* — «покоящаяся зона», *пп* — проводящий пучок, *пт* — прокамбиальный тяж, *с* — суспензор, *сд* — большая семядоля. *чеш* — чешуевидный орган, *э* — эмбриодерма. *1—3* — × 400. *4* — × 320, *5*, *6* — × 250, *7* — × 125, *8* — × 60, *9* — × 40.

К с. 82

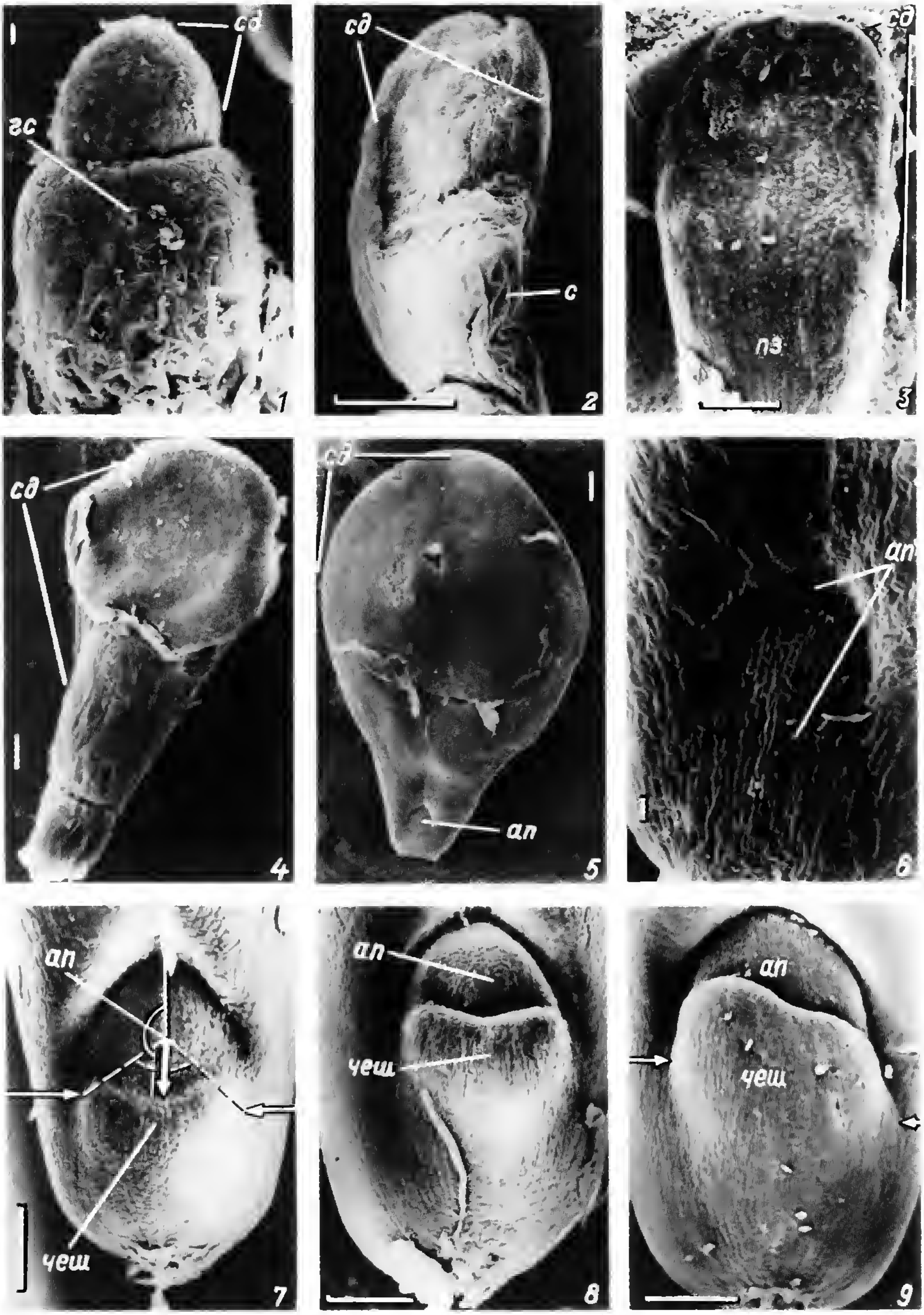


Таблица II. Заложение большей семядоли (*1—4*), апекса побега (*5, 6*) и чешуевидного органа (*7—9*) в зародыше *Trapa astrachanica* (СЭМ).

Обозначения те же, что и на табл. I. Толстой стрелкой обозначено радиальное расстояние от центра симметрии апикальной меристемы до центра адаксиальной стороны примордия («радиус конуса нарастания побега»); сплошной линией — линии, связывающие центр симметрии апикальной меристемы побега с центрами их примордиев («угол дивергенции» между примордиями большей семядоли и чешуевидного органа); пунктирной линией — линии, связывающие центр симметрии апикальной меристемы побега с краями основания примордия («угол охвата» примордия, характеризующий ширину его основания); тонкими стрелками показана различная глубина синусов между большей семядолей и чешуевидным органом. Масштабная линейка: *1, 6* — 10 мкм; *2—5, 7—9* — 100 мкм.

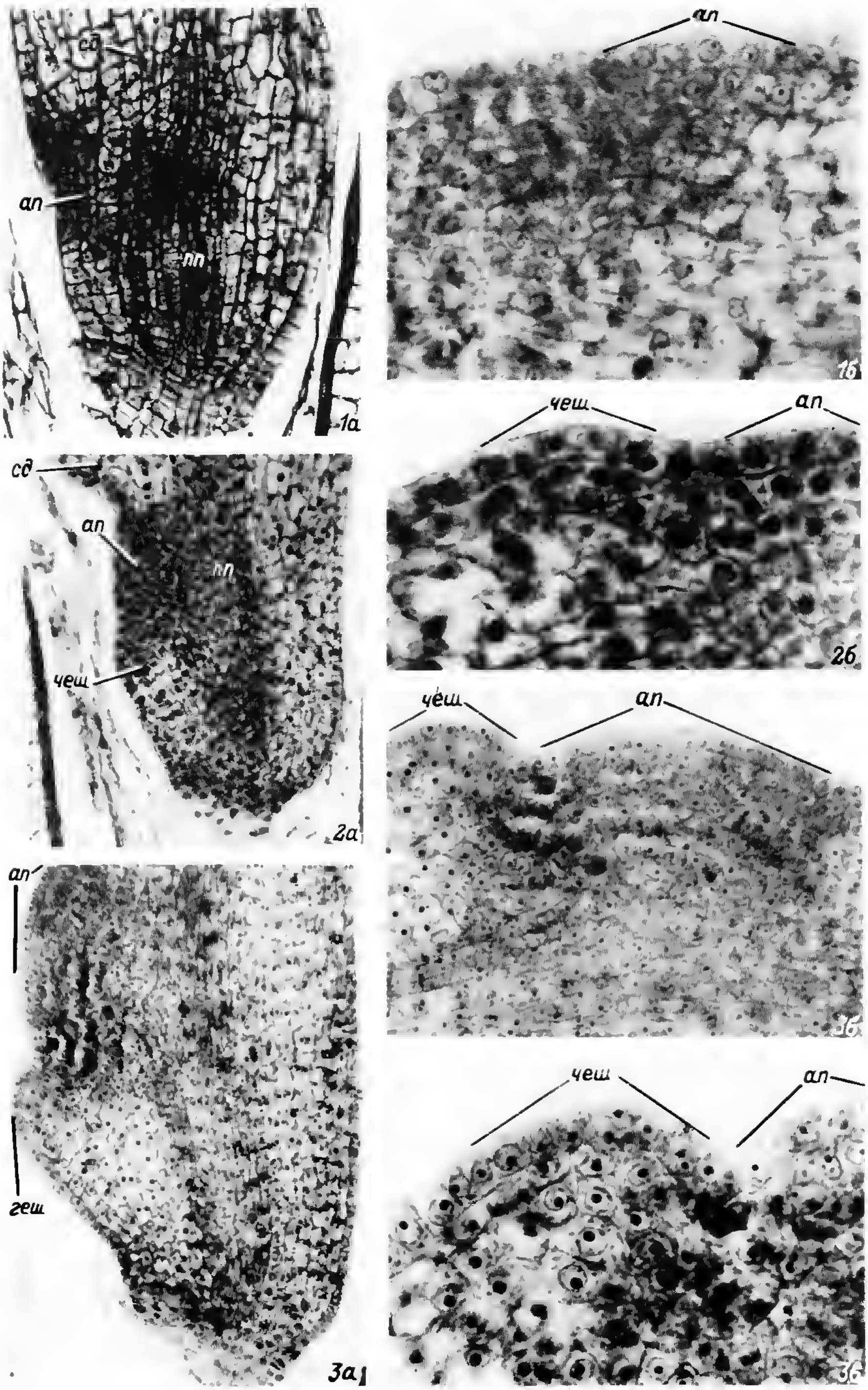


Таблица III. Заложение апекса побега и чешуевидного органа в зародыше *Trapa* (СМ, продольные срезы).

1а — фрагмент оси зародыша, обособление зоны апекса побега; *1б* — апекс побега увеличенно; *2а*, *2б*, *3а—3в* — увеличение объема апикальной меристемы побега и заложение чешуевидного органа (*2б*, *3б*, *3в* — примордий чешуевидного органа увеличенно, видны периклинальные деления клеток в субэпидерме, приводящие к его росту в высоту). *1*, *3* — *T. astrachanica*; *2* — *T. manshurica*. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. *1а* — ×260; *2а*, *3а* — ×250; *1б*, *2б*, *3в* — ×800; *3б* — ×400.

К с. 83

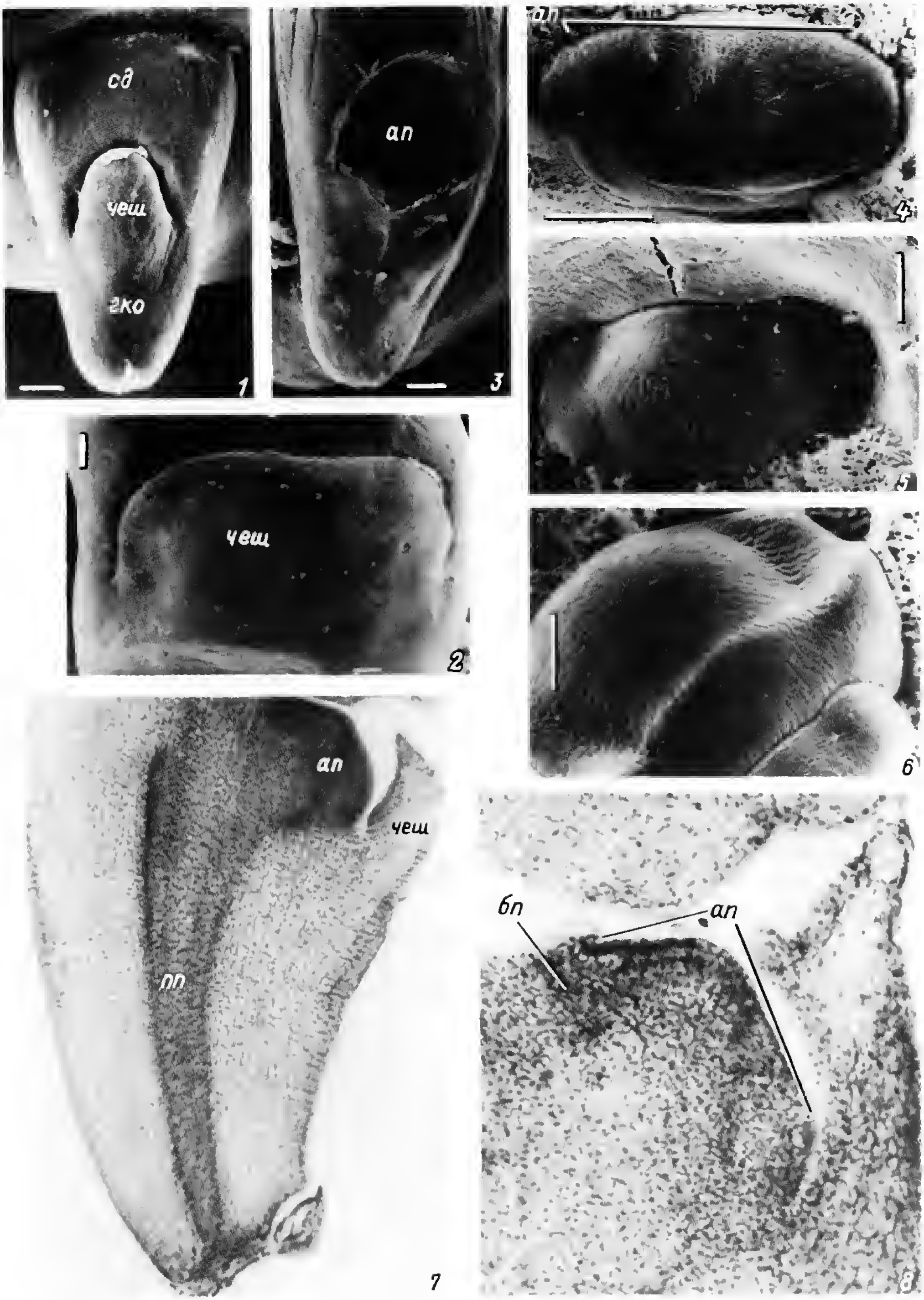


Таблица IV. Дальнейшее развитие апекса побега и чешуевидного органа в зародыше *Trapa*.

1, 2 — ось зародыша со сформированным чешуевидным органом; *3* — то же, чешуевидный орган удален, виден апекс побега с примордиями листьев на нем; *4* — уплощение апекса побега и становление его эллипсоидальной формы; *5* — заложение примордиев листьев на апексе побега супротивно друг другу; *6* — заложение боковой почечки в пазухе большей семядоли, *7* — строение оси зародыша с апикальной меристемой побега и примордиями листьев на продольном срезе, апикальная меристема зародышевого корня отсутствует; *8* — апекс побега увеличено, *гко* — гипокотиль-корневая ось. *1—6* — СЭМ; *7, 8* — СМ. *1—6, 8* — *T. astrachanica*; *7* — *T. manshurica*. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1—6* — 100 мкм, *7* — ×80, *8* — ×400.

К ст. О. В. Яковлевой и др., с. 111

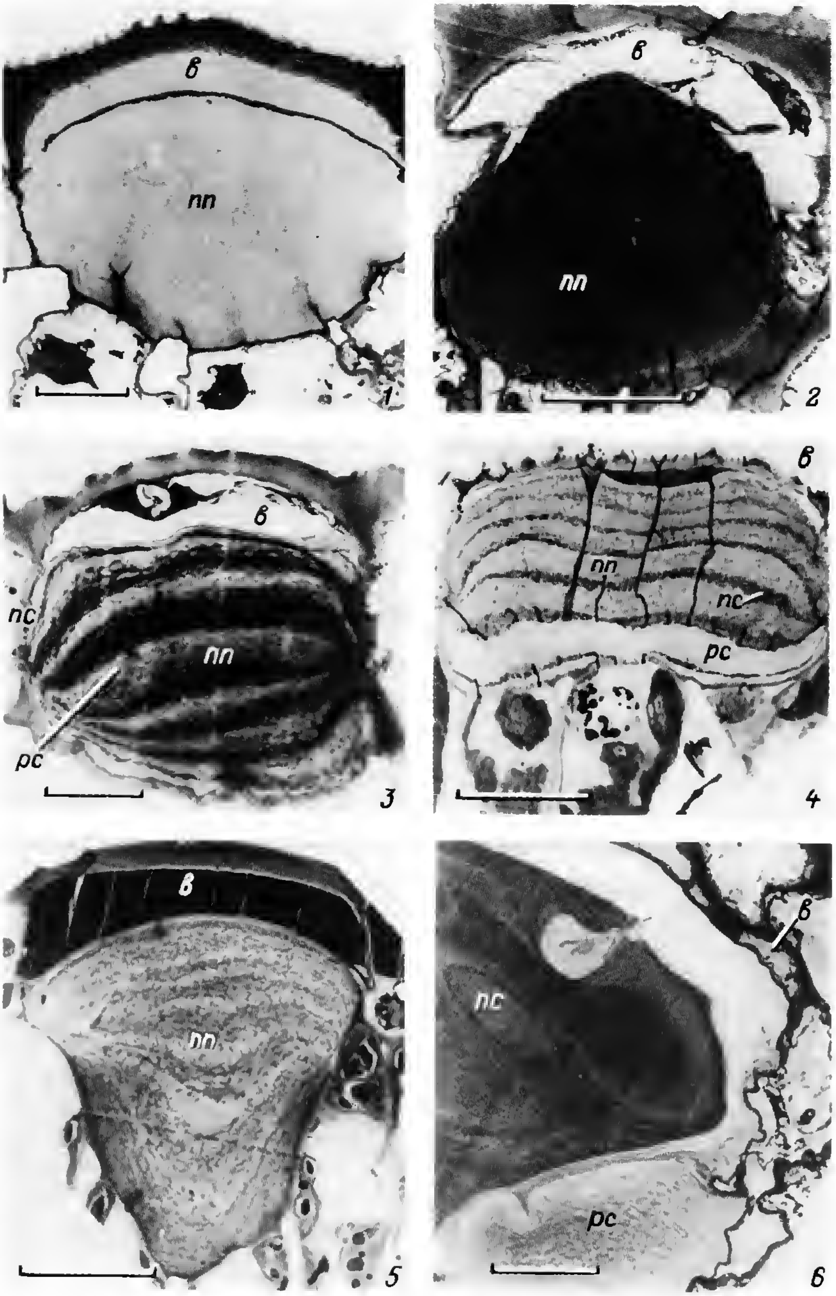


Таблица I. Общий вид слизевых клеток в верхней (*1. 2. 4. 5*) и нижней (*3*) эпидермах и гиподерме (*6*) листьев.

1 — *Aristotelia chilensis*, *2* — *Thespesia populnea*, *3* — *Alcea sycophylla* (гербарный материал), *4* — *Tilia begoniifolia*, *5* — *Muntingia calabura*, *6* — фрагмент слизевой клетки *Adansonia digitata*. *в* — вакуоль, *пп* — периплазматическое пространство, *пс* — плотная слизь, *рс* — рыхлая слизь. Масштабная линейка: *1*, *3* — 5 мкм; *2*, *4*—*6* — 10 мкм.

К с. 115

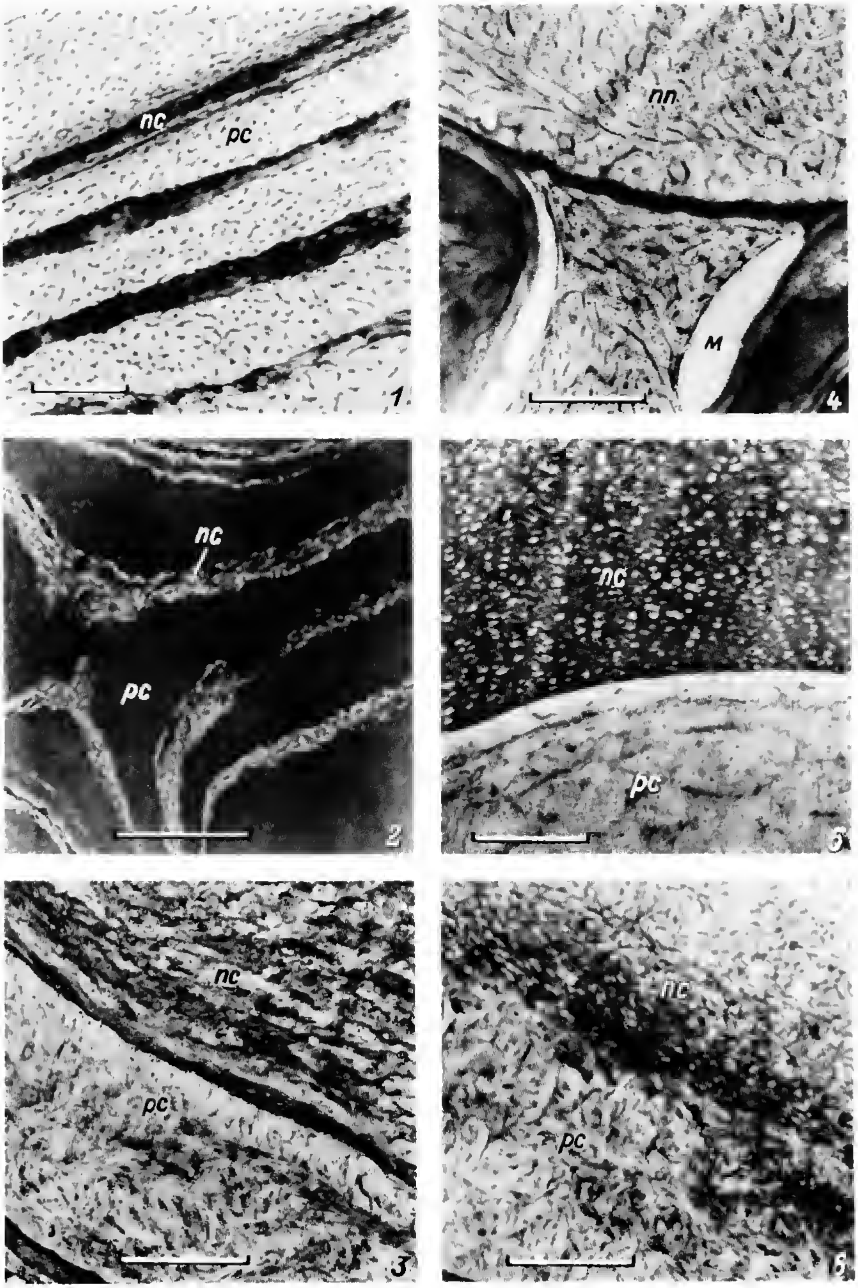


Таблица II. Разные типы упаковки слизей.

1 — плотные и рыхлые слои слизи в клетке эпидермы *Pachira aquatica*. *2* — то же после обработки плавиковой кислотой, *3* — слизевая клетка *P. aquatica* с двумя слоями слизи. *4* — одинаковая упаковка слизи *Brachychiton populneus* в периплазматическом пространстве эпидермы и межклетнике мезофилла, *5* — плотная (пористая) и рыхлая слизь *Adansonia digitata*, *6* — то же *Alcea rhyticarpa*. *м* — межклетник. Остальные обозначения, как на табл. I. Масштабная линейка: *1*, 3—*6* — 1 мкм, *2* — 3 мкм.

К с. 115

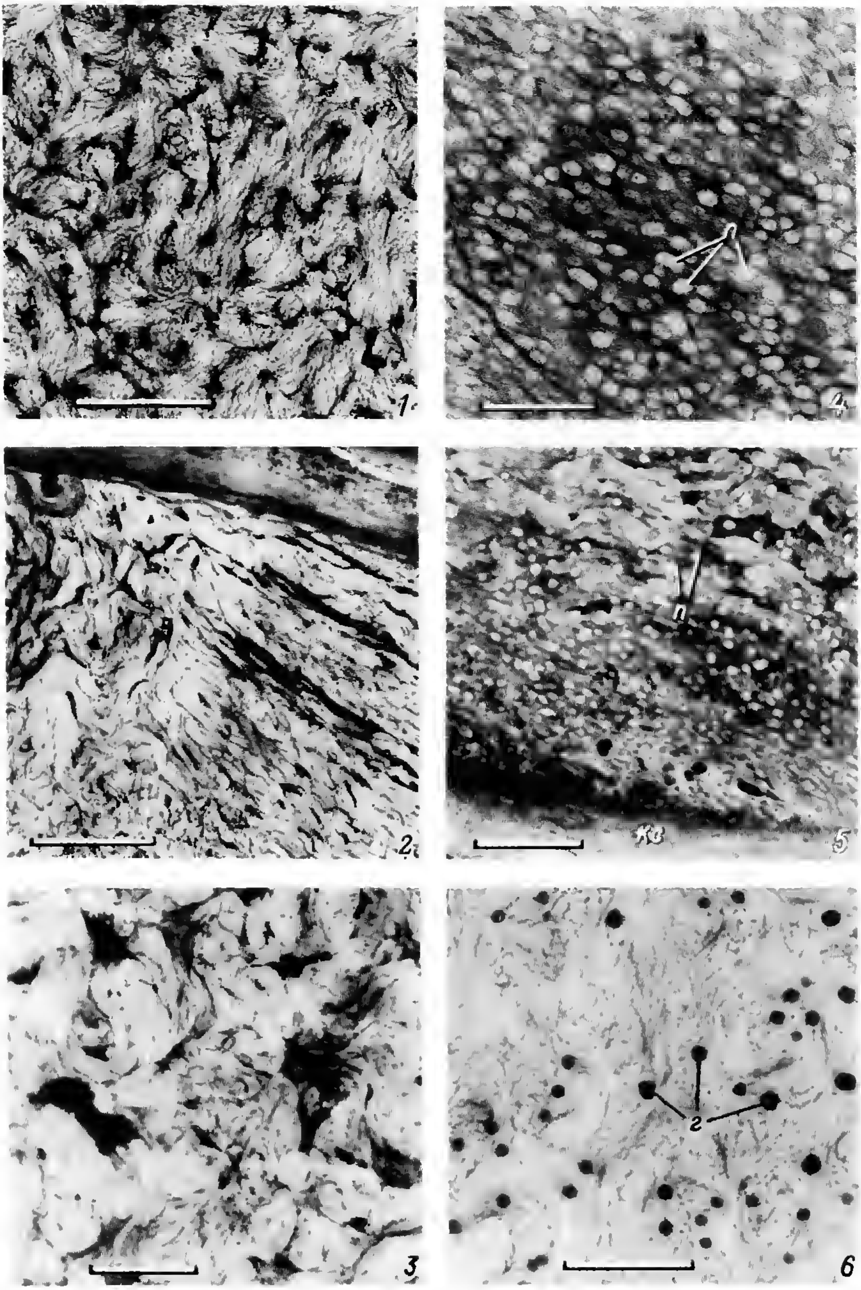


Таблица III. Фибриллярная (*1—3*, *6*) и пористая (*4*, *5*) слизь.

1, *5* — *Pachira aquatica*. *2* — *Hibiscus elatus*. *3* — *Sterculia carthaginensis*. *4* — *S. nobilis*, *6* — *Malvaviscus arboreus* с гранулами кремния. *г* — гранулы, *п* — полости, *кс* — клеточная стенка. Остальные обозначения, как на табл. I. Масштабная линейка: *1*, *6* — 0.5 мкм; *2—5* — 1 мкм.

К с. 115

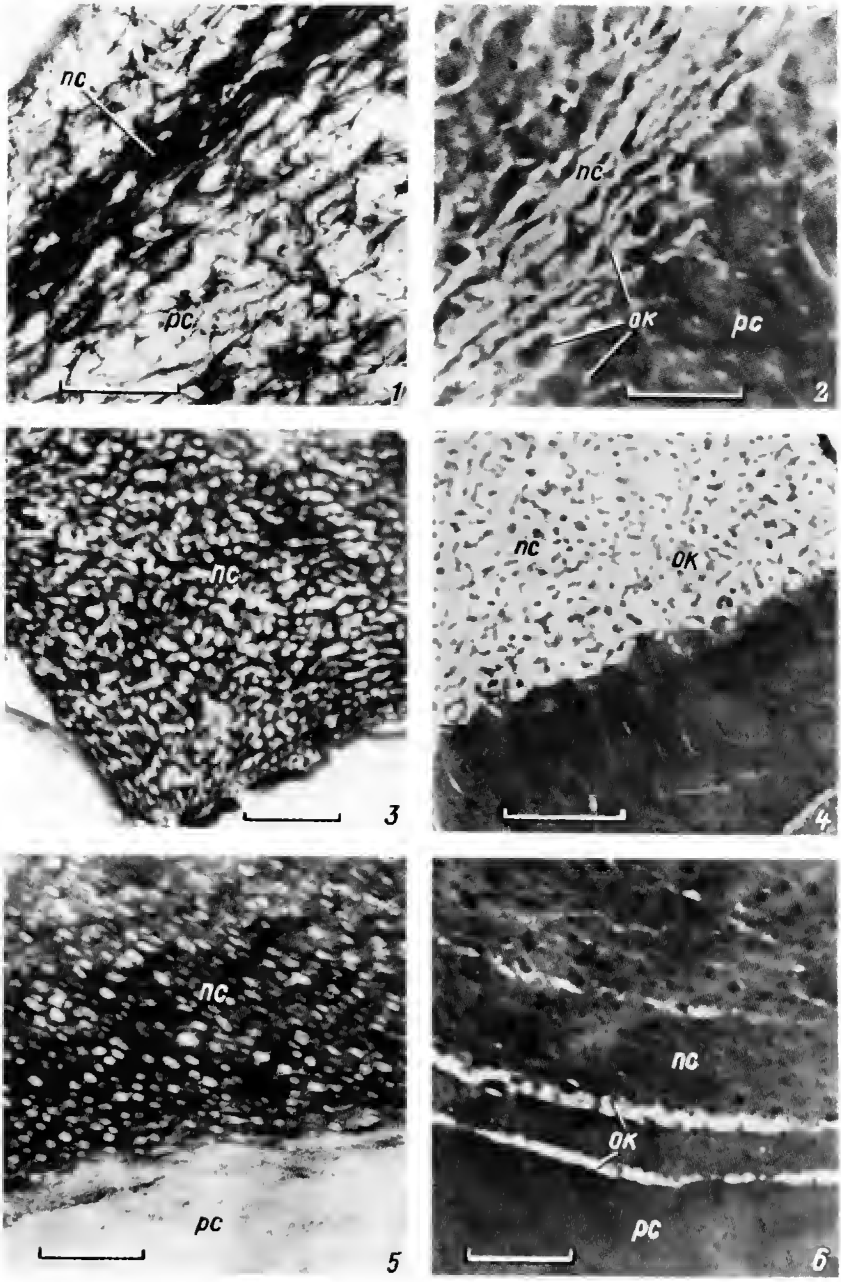


Таблица IV. Варианты отложения кремния в слизи.

1, 3, 5 — до обработки плавиковой кислотой; *2, 4, 6* — после обработки. *1, 2* — фибриллярная слизь *Sparmannia africana*; *3, 4* — пористая слизь *Dombeya dregeana* (*4* — граница плотной и рыхлой слизи); *5, 6* — граница плотной и рыхлой слизи *Sterculia nobilis*. *ок* — отложения кремния. Остальные обозначения, как на табл. I. Масштабная линейка: *1—6* — 1 мкм.

К ст. И. М. Кравкиной, с. 122

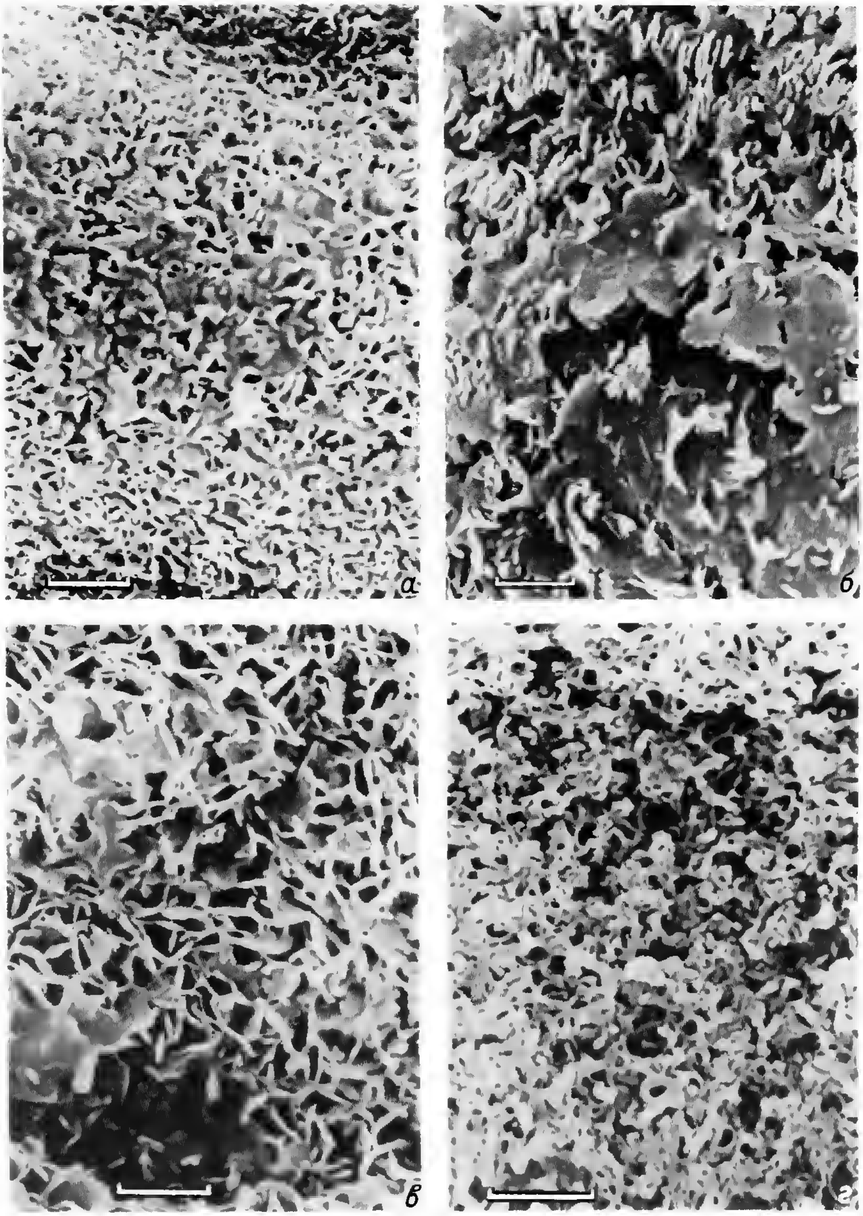


Таблица I. Типы отложений эпикутикулярного воска на адаксиальной (*а*, *б*, *г*) и абаксиальной (*в*) сторонах листьев растений Полярного Урала, произрастающих на серпентинитах.

а — *Carex arctisibirica*, *б* — *Dianthus repens*, *в* — *Polygonum bistorta*, *г* — *Vaccinium uliginosum*. Масштабная линейка — 1 мкм.

К с. 122

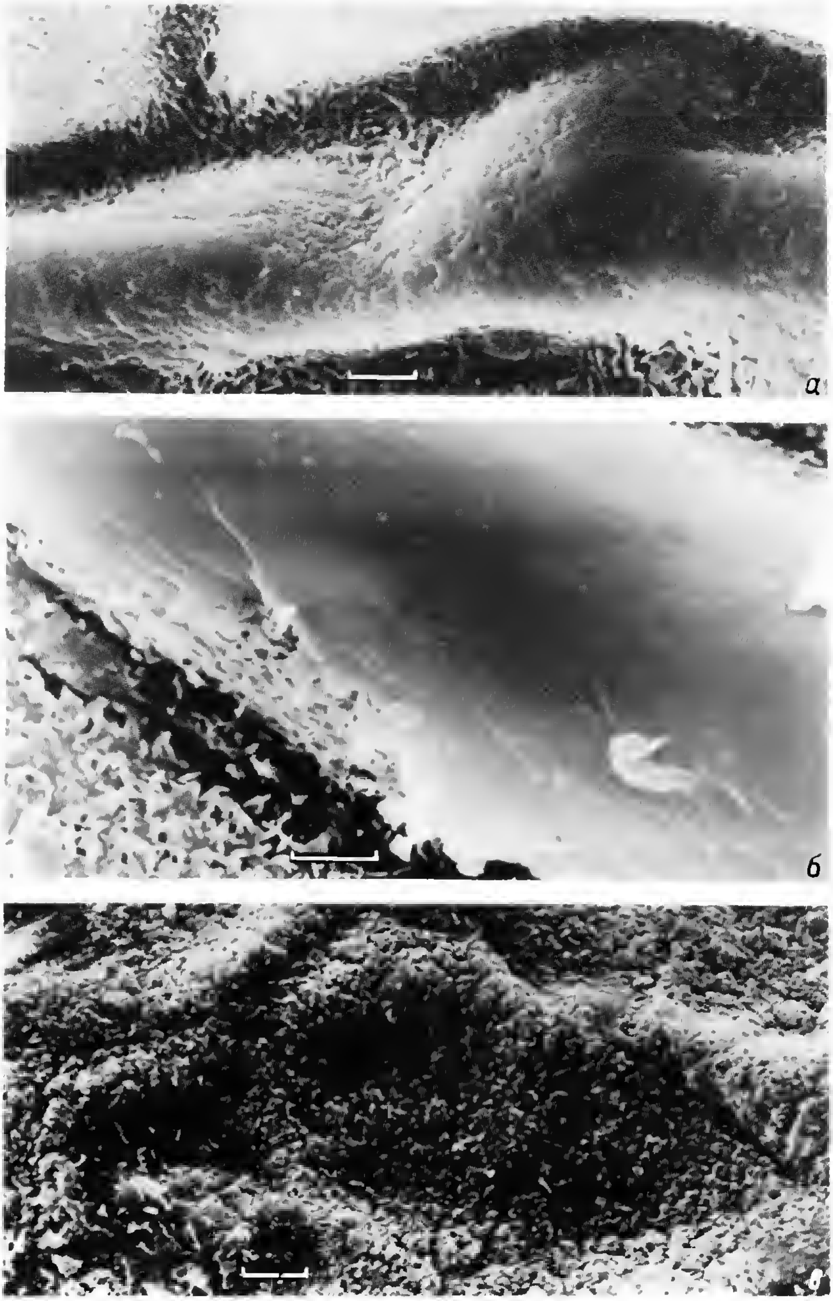


Таблица II. Коркообразные отложения эпикутикулярного воска на абаксиальной (*а*, *б*) и адаксиальной (*в*) сторонах листьев растений Полярного Урала, произрастающих на серпентинитах (*а*) и сланцевых почвах (*б*, *в*).

а — ***Dianthus repens***, *б* — ***Carex arctisibirica***, *в* — ***Vaccinium uliginosum***. Масштабная линейка: *а*, *в* — 3 мкм; *б* — 1 мкм.

К с. 122

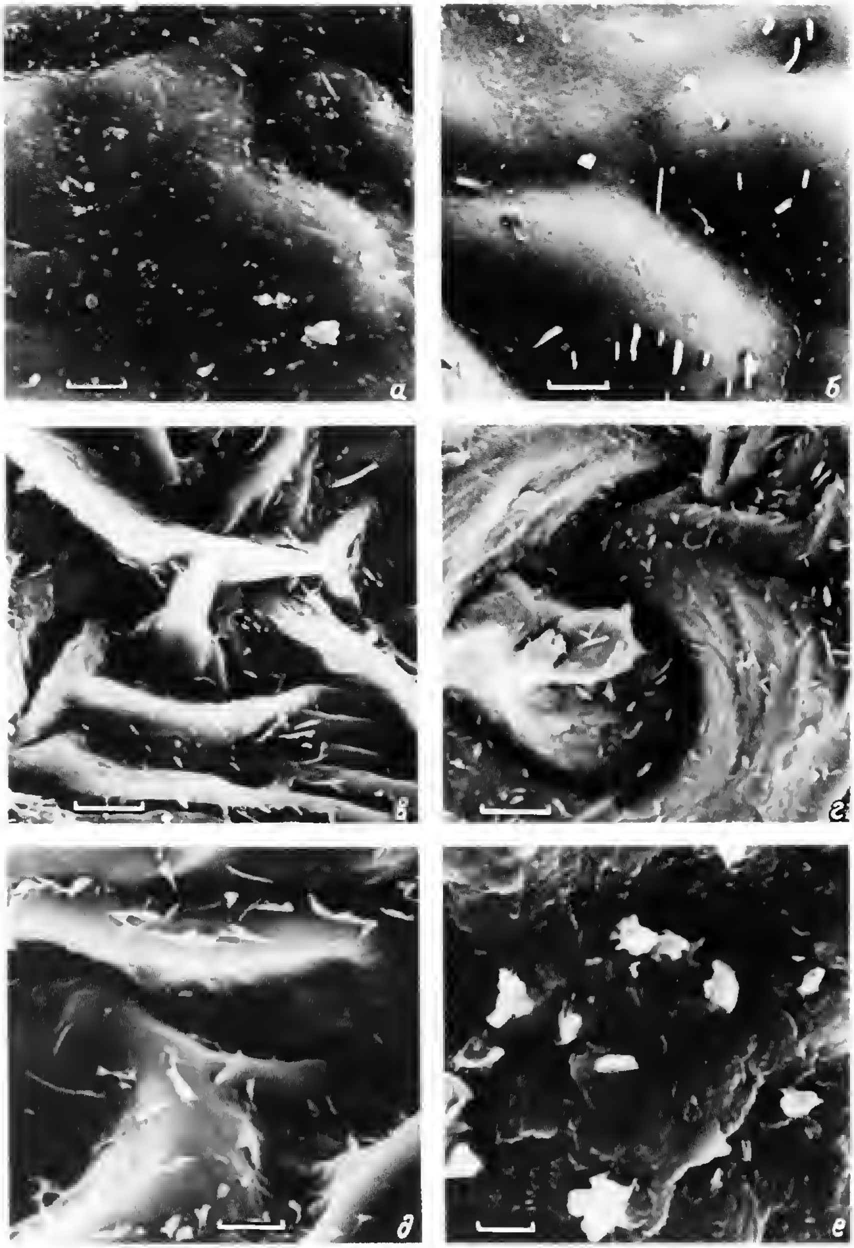


Таблица III. Типы отложений эпикутикулярного воска на адаксиальной (*б, г, е*) и абаксиальной (*а, в, д*) сторонах листьев растений Полярного Урала, произрастающих на серпентинитах (*е*) и сланцевых почвах (*а—д*).

а — *Arctous alpina*, *б* — *Dryas octopetala*, *в* — *Pachypleurum alpinum*, *г* — *Polemonium acutiflorum*, *д* — *Silene acaulis*, *е* — *Betula nana*. Масштабная линейка — 3 мкм.

К с. 122

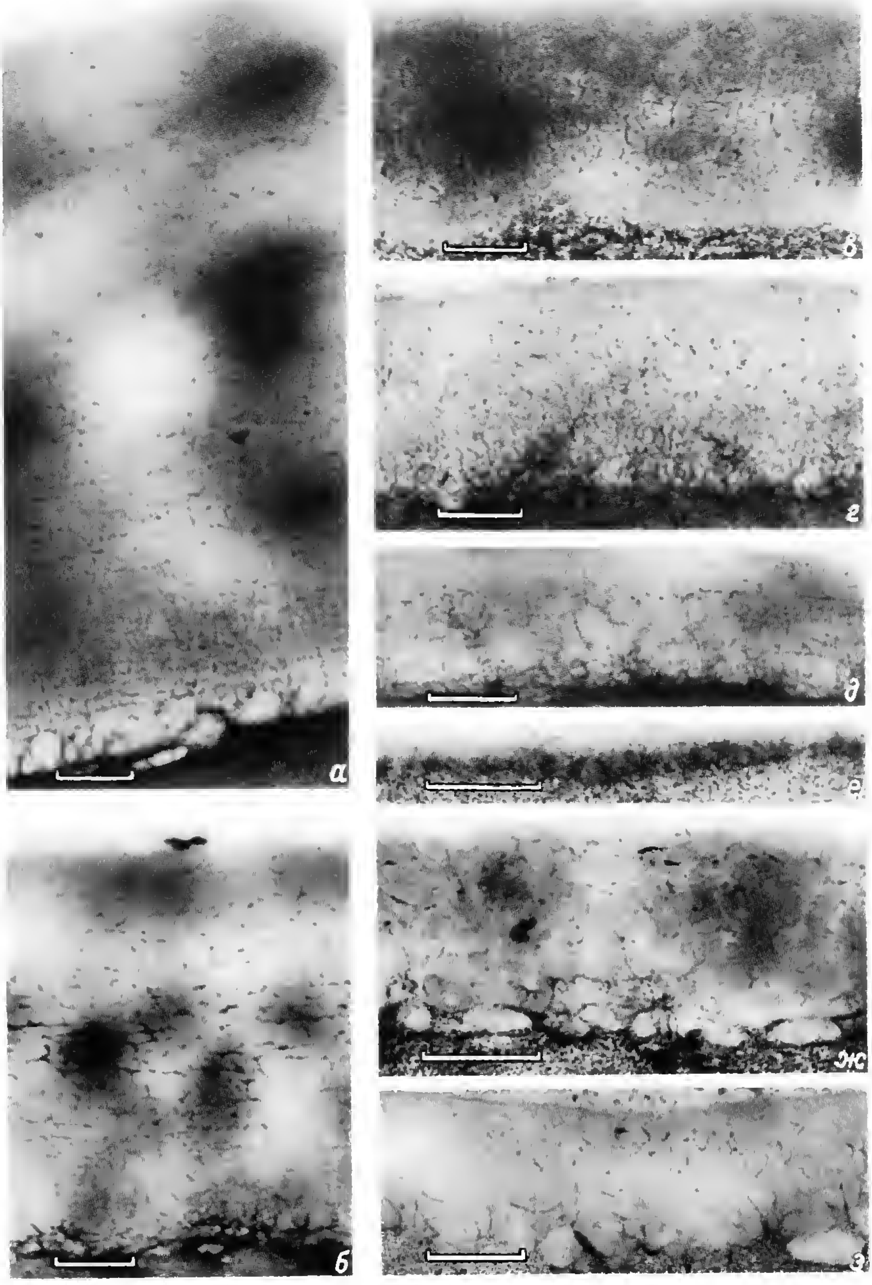


Таблица IV. Типы строения кутикулы на адаксиальной (*г*, *д*, *ж*, *з*) и абаксиальной (*а*, *б*, *в*, *е*) сторонах листьев растений Полярного Урала, произрастающих на серпентинитах (*б*, *д*, *е*, *з*) и сланцевых почвах (*а*, *в*, *г*, *ж*).

а—д — гомогенно-ретикулярный (*а*, *б* — *Dryas octopetala*; *в* — *Silene acaulis*; *г*, *д* — *Vaccinium uliginosum*); *е* — гомогенно-ламеллярный (*Polemonium acutiflorum*); *ж*, *з* — гомогенно-ретикулярно-альвеолярный (*Betula nana*). Масштабная линейка — 0.25 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. Vol. 85. № 7)

Page

Zhilin S. G. Botanical scientific schools of Academician A. L. Takhtajan 3
Kamelina O. P. Embryological features in phylogenetic systematics of flowering plants 22
Gamalei Yu. V. Comparative anatomy and physiology of minor veins and paraveinal parenchyma in the leaves of dicots 34
Melikian A. P., Bobrov A. V. F. Ch. Morphology of female reproductive structures and an attempt of the construction of phylogenetic system of orders *Podocarpales*, *Cephalotaxales* and *Taxales* 50
Meyer-Melikian N. R. The origin and possible evolutionary ways of pollen grains . . 69
Titova G. E. On the nature of pseudomonocotyly in flowering plants 76
Ipatov V. S., Kirikova L. A. Classifications of interactions among plants in communities . 92

COMMUNICATIONS

Shamrov I. I. The significance of features of the ovule structure and development for systematics 101
Yakovleva O. V., Bykova O. P., Kolalite M. R. Mucilage ultrastructure in mucilage cells within the order *Malvales* 108
Kravkina I. M. Leaf epicuticular wax and cuticle of the Polar Urals plants grown under contrasting geochemical conditions 118
Golovneva L. B. Relationship between diversity of Late Cretaceous floras of North-Eastern Russia and climatic temperature parameters 124

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Snigirevskaya N. S. *Archaeopteridophyta* and *Archaeospermatophyta* divisio novum and their relations to some other groups of Devonian plants 134
Kudrjashova G. L. A synopsis of the Caucasian *Polypodiopyta* species 144
Egorova T. V. Taxonomic review of the genus *Linum* (*Linaceae*) from the Caucasus flora 164
Sytin A. K. A new species *Onobrychis takhtajanii* (*Fabaceae*) from Armenia 177
Mikhailova M. A. A contribution to the systematics of the section *Oreocapnos* (*Corydalis*, *Fumariaceae*) 180
Dorofeyev V. I. Genus *Erucastrum* (*Brassicaceae*) in Caucasian flora 183
Levichev I. G. A new species of genus *Gagea* (*Liliaceae*) 186

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Zhilin S. G. A list of works published by A. L. Takhtajan from 1991 189
Index of new plant names 191

СОДЕРЖАНИЕ

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 7)

Стр.

Жилин С. Г. Ботанические школы академика А. Л. Тахтаджяна 3
Камелина О. П. Эмбриологические признаки в филогенетической систематике цветковых растений 22
Гамалей Ю. В. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений 34
Меликян А. П., Бобров А. В. Ф. Ч. Морфология женских репродуктивных органов и опыт построения филогенетической системы порядков *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* 50
Мейер-Меликян Н. Р. Происхождение и вероятные пути эволюции пыльцевого зерна 69
Титова Г. Е. О природе псевдомонокотилии у цветковых растений 76
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществах 92

СООБЩЕНИЯ

Шамров И. И. О значении признаков строения и развития семязачатка для систематики 101
Яковлева О. В., Быкова О. П., Колалите М. Р. Ультраструктура слизи в слизевых клетках представителей порядка *Malvales* 108
Кравкина И. М. Эпикутикулярный воск и кутикула листа растений Полярного Урала, произрастающих в контрастных геохимических условиях 118
Головнёва Л. Б. Зависимость изменения разнообразия меловых флор северо-востока России от температурных параметров климата 124

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Снигиревская Н. С. Новые отделы *Archaeopteridophyta* и *Archaeospermatophyta* и их отношения с некоторыми другими группами девонских растений 134
Кудряшова Г. Л. Конспект видов папоротников (*Polypodiophyta*) Кавказа 144
Егорова Т. В. Таксономический обзор рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Кавказа . . . 164
Сытин А. К. Новый вид *Onobrychis takhtajanii* (*Fabaceae*) из Армении 177
Михайлова М. А. К систематике секции *Oreocapnos* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) . 180
Дорофеев В. И. Род *Erucastrum* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа 183
Левичев И. Г. Новый вид рода *Gagea* (*Liliaceae*) 186

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Жилин С. Г. Список работ А. Л. Тахтаджяна, опубликованных с 1991 г. 189
Указатель новых названий растений 191